

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1927

THÈSE

N° —

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

André LWOFF

ASSISTANT A L'INSTITUT PASTEUR, PARIS

Né à Ainay-le-Château (Allier) le 8 mai 1902.

LE CYCLE DU PIGMENT CAROTINOÏDE
CHEZ *IDYA FURCATA* (BAIRD)
(COPÉPODE HARPACTICIDE)

Président : M. PRENANT, Professeur.

PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, Boulevard Raspail
Les Presses universitaires de France, 49, Boulevard St-Michel

LONDRES

DULAU & Co, 34-36 Margaret str. Cavendish sq.

1927

THÈSE
POUR LE
DOCTORAT EN MÉDECINE

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1927

THÈSE

N°

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLÔME D'ÉTAT)

PAR

André LWOFF

ASSISTANT A L'INSTITUT PASTEUR, PARIS

Né à Ainay-le-Château (Allier) le 8 mai 1902.

LE CYCLE DU PIGMENT CAROTINOÏDE
CHEZ *IDYA FURCATA* (BAIRD)
(COPÉPODE HARPACTICIDE)

Président : M. PRENANT, Professeur.

PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, Boulevard Raspail
Les Presses universitaires de France, 49, Boulevard St-Michel

LONDRES

DULAU & Co, 34-36 Margaret str. Cavendish sq.

1927



LE DOYEN : M. ROGER.

I. — PROFESSEURS

	MM.
Anatomie	NICOLAS.
Anatomie médico-chirurgicale	CUNEO.
Physiologie	ROGER.
Physique médicale	STROHL.
Chimie organique et chimie générale	DESGREZ.
Bactériologie	LEMIERRE.
Parasitologie et histoire naturelle médicale	BRUMPT.
Pathologie et thérapeutique générales	Marcel LABBÉ.
Pathologie médicale	SICARD.
Pathologie chirurgicale	LECÈNE.
Anatomie pathologique	ROUSSY.
Histologie	PRENANT.
Pharmacologie et matière médicale	TIFFENEAU.
Thérapeutique	CARNOT.
Hygiène	Léon BERNARD.
Médecine légale	BALTHAZARD.
Histoire de la médecine et de la chirurgie	MÉNÉTRIER.
Pathologie expérimentale et comparée	RATHERY.
	N.
Clinique médicale	BEZANÇON.
	ACHARD.
	WIDAL.
Hygiène et clinique de la 1 ^{re} enfance	MARFAN.
Clinique des maladies des enfants	NOBÉCOURT.
Clinique des maladies mentales et des maladies de l'encéphale	H. CLAUDE.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	JEANSELME.
Clinique des maladies du système nerveux	GUILLAIN.
Clinique des maladies infectieuses	TEISSIER.
	DELBET.
Clinique chirurgicale	HARTMANN.
	LEJARS.
	GOSSET.
Clinique ophtalmologique	TERRIEN.
Clinique urologique	LEGUEU.
	COUVELAIRE.
Clinique d'accouchements	BRINDEAU.
	JEANNIN.
Clinique gynécologique	J.-L. FAURE.
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie	OMBRÉDANNE.
Clinique thérapeutique médicale	VAQUEZ.
Clinique oto-rhino-laryngologique	SEBILEAU.
Clinique thérapeutique chirurgicale	DUVAL.
Clinique propédeutique	SERGENT.
Professeur sans chaire	ROUVIÈRE.
Professeur sans chaire	BRANCA.

II. — AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM.		MM.	
ABRAMI . . .	Pathologie médicale.	HOVELACQUE . . .	Anatomie.
AUBERTIN . . .	Pathologie médicale.	HUTINEL . . .	Pathologie médicale.
BASSET . . .	Pathologie chirurgicale	JOYEUX . . .	Parasitologie.
BAUDOUIN . . .	Pathologie médicale.	LABBÉ (Henri) . . .	Chimie biologique.
BINET . . .	Physiologie.	LARDENNOIS . . .	Pathologie chirurgicale
BLANCHETIÈRE . . .	Chimie biologique.	LEMAITRE . . .	Oto-rhino-laryngologie.
BROCC . . .	Pathologie chirurgicale.	LEVY-SOLAL . . .	Obstétrique.
BRULÉ . . .	Pathologie médicale.	LHERMITTE . . .	Pathologie mentale.
CADENAT . . .	Pathologie chirurgicale.	LIAN . . .	Pathologie médicale.
CHABROL . . .	Pathologie médicale.	MATHIEU . . .	Pathologie chirurgicale.
CHAMPY . . .	Histologie.	METZGER . . .	Obstétrique.
CHIRAY . . .	Pathologie médicale.	MONDOR . . .	Pathologie chirurgicale.
CLERC . . .	Pathologie médicale.	MOURE . . .	Pathologie chirurgicale.
DEBRÉ . . .	Hygiène.	MULON . . .	Histologie.
I. de JONG . . .	Anatomie pathologique.	PHILIBERT . . .	Bactériologie.
DOGNON . . .	Physique.	QUÉNU . . .	Pathologie chirurgicale.
DONZELOT . . .	Pathologie médicale.	RICHET Fils . . .	Physiologie.
DUVOIR . . .	Médecine légale.	SEZARY . . .	Dermatologie et syphi- lographie.
ECALLE . . .	Obstétrique.	VALLERY-RADOT (Pasteur) . . .	Pathologie médicale.
FIESSINGER . . .	Pathologie médicale.	VAUDESCAL . . .	Obstétrique.
GARNIER . . .	Pathologie expériment.	VELTER . . .	Ophthalmologie.
GATTELLIER . . .	Pathologie chirurgicale.	VERNE . . .	Histologie.
HARVIER . . .	Pathologie médicale.		
HEITZ-BOYER . . .	Urologie.		

III. — AGRÉGÉS RAPPELÉS A L'EXERCICE

pour le service des examens

MM.		MM.	
GOUGEROT . . .	Pathologie médicale.	REITTERER . . .	Histologie.
GUENIOT . . .	Obstétrique.	TANON . . .	Pathologie médicale.

IV. — AGRÉGÉS CHARGÉS DE COURS DE CLINIQUE

à titre permanent

MM.		MM.	
AGLAVE . . .	Clinique chirurgicale.	LÉRI . . .	Clinique médicale.
AUVRAY . . .	Clinique chirurgicale.	LOEPER . . .	Clinique médicale.
CHEVASSU . . .	Clinique chirurgicale.	MOCQUOT . . .	Clinique chirurgicale.
LAIGNEL-LAVASTINE . . .	Clinique médicale.	PROUST . . .	Clinique chirurgicale.
LE LORIER . . .	Clinique obstétricale.	SCHWARTZ . . .	Clinique chirurgicale.
LEREBoullet . . .	Clinique méd. infantile.	VILLARET . . .	Clinique médicale.

V. — CHARGÉS DE COURS

MM. MAUCLAIRE, agrégé	{	Chargé du cours de chirurgie orthopédique chez l'adulte pour les accidentés du tra- vail, les mutilés de guerre et les infirmes adultes.
FREY		Stomatologie.
CHAILLEY-BERT		Education physique.
LEDoux-LEBARD		Radiologie clinique.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni im-
pro-
bation.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR PRENANT

MEMBRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

qui a bien voulu accepter la présidence de cette thèse

A MES MAÎTRES :

F. MESNIL

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR A L'INSTITUT PASTEUR

E. CHATTON

PROFESSEUR DE BIOLOGIE GÉNÉRALE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE STRASBOURG



Digitized by the Internet Archive
in 2026

André LWOFF
Assistant à l'Institut Pasteur, Paris.

LE CYCLE DU PIGMENT CAROTINOÏDE

CHEZ *IDYA FURCATA* (BAIRD)

(Copépode harpacticide)

Nature, origine, évolution du pigment et des réserves ovulaires au cours de la segmentation. Structure de l'œil chez les Copépodes.

(avec 18 figures).

SOMMAIRE

	Pages
I. Avant-propos	194
II. Biologie et culture d' <i>Idya furcata</i> . Techniques	195
III. Structure de l'œil et pigment oculaire des copépodes	198
IV. Remarque sur la présence de carotinoïdes dans les cellules rétinienne des malacostracés et des leptostracés. L'œil des copépodes comparé à celui des entomostracés et des malacostracés et aux organes lumineux des Euphausiæ	208
V. L'origine du pigment oculaire du Nauplius. Le pigment dans le sang	212
VI. Les réserves des oocytes. La segmentation. Le sort des réserves et le cycle du pigment au cours du développement	214
VII. L'origine des carotinoïdes chez <i>Idya furcata</i> . Leur valeur physiologique	225
VIII. Résumé et conclusions	231
Index bibliographique	234
BULL. BIOL., fasc. 3, 1927.	14

I

Avant-propos.

Au mois de septembre 1923, nous trouvions avec E. CHATTON sur des Copépodes (*Idya furcata* BAIRD) vivant dans un bac de l'aquarium de Banyuls, un infusoire (*Spirophrya subparasitica*) dont nous avons fait connaître la morphologie et le cycle évolutif. Nous remarquâmes à cette époque que les infusoires étaient souvent colorés en rose et nous fûmes conduits à reconnaître que le pigment de l'infusoire était issu de l'œil du Copépode.

Ne trouvant aucun renseignement bibliographique sur la nature du pigment oculaire des Copépodes, j'entrepris de faire quelques essais histochimiques. Pour me rendre compte de la localisation exacte du pigment, j'étudiai la structure de l'œil sur laquelle je n'avais trouvé que des documents insuffisants.

Le pigment oculaire se montra constitué d'un carotinoïde et d'un carotinoïde-protide. Je retrouvai un pigment carotinoïde dans les cellules rétinienne de Leptostracés (Nébalie) et de Malacostracés (Décapodes et Amphipodes); d'autre part je pus homologuer les organes lumineux des *Euphausiidae* (Schizopodes) aux ocelles des Copépodes.

Afin de trouver l'origine du pigment oculaire de l'*Idya*, j'étudiai ses diverses localisations et ses migrations. Pour tenter de déterminer si cette origine est synthétique ou alimentaire, je cultivai les *Idya* en les nourrissant de substances définies. Je suivis ensuite les réserves des œufs (auxquelles le pigment est lié) au cours de la segmentation et jusqu'à l'éclosion des Nauplius.

C'est le résultat de ces recherches que j'ai consigné dans ce travail.

J'ajouterai que j'ai largement mis à contribution les travaux de VERNE, qui d'ailleurs ont déjà suggéré de nombreuses recherches.

II

**Biologie et culture d' « *Idya furcata* ».
Techniques.***Biologie d' « *Idya furcata* ».*

Nos recherches ont porté sur un Copépode Harpacticide marin : *Idya furcata* BAIRD ⁽¹⁾.

Ainsi que le remarquait BAIRD en 1837, *Idya furcata* est très commun dans la zone littorale, dans les creux de rochers à marée basse. CANU (1892) note d'autre part : « C'est le Copépode qui se montre le plus résistant à la putréfaction. Après la mort des animaux contenus dans les aquariums, il apparaît en grand nombre, glissant au-dessous de la pellicule des Bactéries développées à la surface de l'eau de mer conservée pendant quelques jours ».

La répartition géographique des Idyas s'étend à la mer du Nord, la Baltique, la Manche et l'Océan Atlantique. Elles sont très abondantes dans certains bassins des aquariums de Roscoff et de Banyuls. En particulier, on en trouve de très nombreux individus, à Banyuls, dans un bac où vivent des *Dromia*, des *Callapa* et des *Murex*. Sur les parois en verre de ce bac se développent des protistes divers, des infusoires (colonies de *Vorticellidæ*, *Folliculina*, *Lionotus*, *Epiclintes*, *Strombidium*, etc.), des diatomées (*Nietzschia*, *Cocconeis*) et surtout de nombreux flagellés verts parmi lesquels prédomine un euglénien tubicole à quatre flagelles, *Chlorodendron subsalsum* DAVIES.

Malgré une circulation abondante d'eau de mer propre, des amas de détritiques organiques s'accumulent au fond du bac. C'est de ces débris, restes de muscles de poisson donnés en pâture aux crabes, et aussi des *Chlorodendron*, que les Idyas font leur nourriture. GLAUS (1863) avait vu que les copépodes libres se nourrissent aussi bien de débris animaux que de petites proies vivantes et de végétaux microscopiques (diatomées, spores d'Ulves, etc.).

(1) Nous prions M. Maurice ROSE, qui a bien voulu nous le déterminer, de trouver ici l'expression de notre gratitude.

Culture des Idya.

Si l'on veut être certain, pour des recherches assez longues, d'avoir toujours à sa disposition un abondant matériel d'Idyas, il est de toute nécessité de pratiquer des élevages. Ces élevages sont indispensables si, pour une raison ou pour une autre, on veut contrôler exactement le régime alimentaire des copépodes.

Les Idyas, très résistantes, sont faciles à mettre en culture. Elles se nourrissent indifféremment d'aliments animaux ou végétaux. La taille des matériaux nutritifs ne doit pas dépasser 8 à 10 μ ; mais il faut noter que les bactéries de la putréfaction, en désagrégeant les débris de tissus, préparent aux Idyas des éléments de taille à être ingérés. On peut cultiver les Idyas dans des tubes à essai, ou, si l'on veut avoir de grandes quantités de copépodes, dans des ballons ronds ou dans des fioles d'Erlenmeyer à demi remplies d'eau de mer. On ajoute dans les récipients la nourriture voulue.

On peut utiliser entre autres aliments :

a) des grains de blé. Porter à l'autoclave, 20 minutes à 120°, des grains de blé contenus dans des tubes d'eau de mer. Après stérilisation, écraser légèrement le grain de blé et le porter dans un tube contenant environ 12 centimètres cubes d'eau de mer. Pour un ballon de 250 centimètres cubes, mettre 2 ou 3 grains ;

b) du muscle de poisson (j'ai utilisé le merlan et le hareng). Broyer dans un broyeur à billes de BORREL, du muscle de merlan par exemple. Répartir en ampoules de 5 centimètres cubes une suspension du produit de broyage dans l'eau de mer. Après stérilisation à l'autoclave, sceller les ampoules. Le milieu peut être ainsi conservé indéfiniment. Au fur et à mesure des besoins, on introduira dans chaque tube d'eau de mer quelques gouttes de la suspension de muscle.

c) Des hématies de lapin préparées de la manière suivante : Du sang défibriné de lapin, fraîchement recueilli, est centrifugé. Le sérum surnageant les hématies est remplacé par de l'eau physiologique. Les hématies et l'eau physiologique sont bien mélangées. Après une nouvelle centrifugation, on élimine

la couche supérieure (eau physiologique + sérum) et on recommence comme précédemment. Après quatre lavages, les hématies sont mélangées avec un volume égal d'eau de mer et le mélange stérilisé 20 minutes à 115°. Pour la culture, on introduit dans les tubes à essai 1 centimètre cube de cette suspension d'hématies. Il est utile, pour dilacérer les grumeaux d'hématies agglomérées qui se forment pendant la stérilisation, de broyer le sang entre 2 lames de verre stérilisées. Ce sont les hématies chauffées qui nous ont donné les meilleurs résultats pour la culture des Idyas.

d) On peut enfin nourrir les copépodes de corps bactériens tués. Nous avons utilisé les bactéries suivantes (provenant de la collection de l'Institut Pasteur) : *Bacillus subtilis*, *Bacterium coli* C, *Staphylococcus albus*, *Bacillus proteus* M, *Bacillus pyocyaneus* Pe A. variété pyocyanogène race A.

Nous nous sommes servi au début de cultures sur gélose ordinaire. Après 24 heures de séjour à 37°, les cultures étaient émulsionnées dans de l'eau de mer et stérilisées à l'autoclave (130° pour le *B. subtilis*, 120° pour les autres bactéries).

Le *B. subtilis* donne en général de mauvais résultats ainsi que le *B. proteus* tout en permettant cependant la culture des Idyas. *Staphylococcus albus*, *Bacterium coli*, *Bacillus pyocyaneus* ont été utilisés fréquemment et ont permis des cultures abondantes d'Idyas, comparables à celles que l'on obtient avec les hématies de lapin lavées.

e) Enfin, pour l'étude de l'origine des pigments nous avons nourri les copépodes de bacilles cultivés dans un milieu synthétique. Le milieu utilisé avait la composition suivante :

Chlorure de sodium	5 gr.	
Phosphate de sodium	0 gr. 5	
Sulfate de magnésium	0 gr. 1	
Lactate d'ammonium	5 gr.	
Asparagine	5 gr.	
Eau distillée	4000 gr.	pH 7,0.

Les cultures (en ballons de 500 cm³), après 48 heures à 37°, étaient centrifugées et les corps microbiens émulsionnés dans de l'eau de mer. Les émulsions étaient stérilisées à l'autoclave.

Techniques d'examen.

Pour l'étude de l'ovogénèse, de la segmentation, de la répartition des réserves, de la structure de l'œil, nous avons utilisé les techniques usuelles de fixation et de coloration.

Fixations au BOUIN, BOUIN-DUBOSCQ, ZENCKER formol, FLEMMING fort, CHAMPY, sublimé-osmique.

Colorations au glychémalun, à la laque ferrique, à la safranine picro-indigo-carmin, au vert lumière, au MALLORY.

L'examen *in vivo* a naturellement été largement pratiqué, surtout pour l'étude du pigment.

Les techniques histochimiques particulières seront indiquées ultérieurement.

III

Structure de l'œil et pigment oculaire des copépodes.

Historique.

La grande majorité des copépodes libres possèdent des yeux. Ces yeux, en nombre variable, sont situés au voisinage des ganglions cérébraux, sous la surface frontale. Dans quelques formes comme les Pontellides et les Corycœides, une différenciation de la cuticule, épaissement de dimensions variables, donne naissance à une lentille plus ou moins développée. Mais dans beaucoup de groupes (Calanides, Harpacticides, Cyclopidés, etc.) aucune différenciation cuticulaire apparente ne se produit devant les yeux.

Enfin, un certain nombre de formes (*Heterochæta*, *Leuckartia*, *Hemicalanus*) sont dépourvues d'yeux. Ainsi que le notait CLAUS (1863, p. 44), ces formes ne sont pas, comme les malacostracés aveugles, confinées aux espaces souterrains, mais vivent librement dans la mer, dans des eaux éclairées.

On trouve, dans le travail de DANA (1850), des observations sur les yeux de *Sapphirina* et de *Corycaeus*, dans celui de LUBBOCK (1853) des renseignements sur les yeux de *Pontella Bairdi* et dans celui de GEGENBAUR (1858) sur ceux de *Sapphirina*. Ces

travaux sont extrêmement imprécis et il faut arriver aux recherches de CLAUS et à son mémoire fondamental de 1863, pour avoir des renseignements quelque peu étendus sur les yeux des copépodes.

CLAUS étudie l'appareil visuel d'un grand nombre de copépodes : *Sapphirina*, *Sapphirinella*, *Corycæus*, *Caligus*, *Irenæus*, *Pontella*, etc. Il distingue, dans l'œil proprement dit (mis à part les épaississements cuticulaires), un cristallin enchatonné dans un corps pigmentaire allongé. Chez certaines formes, comme *Pontellina*, CLAUS parle d'une « rétine striée » faisant partie du corps pigmentaire et entourant la « boule cristalline ».

GRENACHER (1879) nous donne quelques renseignements sur les yeux de divers copépodes et en particulier de *Calanella mediterranea* et de *Copilia*. Il donne le nom de rétinule à l'enveloppe pigmentaire et fait connaître, chez *Copilia*, l'existence d'une lentille biconvexe, sous-cuticulaire.

CARRIÈRE (1885), dans son traité des organes visuels des animaux, n'apporte aucun fait nouveau, en ce qui concerne les copépodes. Il reprend simplement les descriptions de CLAUS et de GRENACHER.

HARTOG (1888, 1 et 2) étudie les yeux de *Cyclops* et de *Diaptomus*. Il met en évidence l'existence d'une « masse pigmentée anhiste ». Dans cette masse, les granules colorants sont situés surtout dans le voisinage des sphères cristallines. Ses figures sont incompréhensibles.

PARKER (1891) trouve, dans les yeux de *Pontella*, une lentille derrière laquelle se trouve une « masse irrégulière de cellules, la rétine ». Les cellules rétiniennes sont « remplies d'un pigment noir rouge », soluble dans l'alcool.

CLAUS (1891) réétudie l'œil d'*Ireneus* (*Anomalocera*) *Pattersonii*. Il homologue l'œil dorsal des Pontellides à l'œil à facettes des Arthropodes et donne quelques renseignements, d'ailleurs très vagues, sur l'œil de *Diaptomus castor*.

RICHARD (1891) s'étend assez longuement sur l'œil de *Cyclops fuscus* et de *Diaptomus amblyodon*. Pour lui comme pour HARTOG, les cellules (au nombre de 8 à 12) « constituant les masses globuleuses incolores sont des bâtonnets rétiniens ». — « Ces éléments rétiniens sont renversés comme dans les yeux marginaux des *Pecten* et dans celui des vertébrés ». « La masse cen-

trale pigmentaire est formée de trois cellules pleines de granulations d'un rouge vif... Un gros noyau se trouve dans chaque cellule ».

HESSE (1901) fait connaître la structure oculaire de *Eucalanus attenuatus* Dana (= *Calanella mediterranea* Claus). Il remarque les « plaques basales » des cellules rétinienues et reconnaît la structure striée de ces plaques. Il trouve, entourant chaque sphère « rétinienne », deux cellules pigmentaires.

ESTERLY (1908) consacre à l'œil d'*Eucalanus* un volumineux mémoire. Il retrouve la sphère transparente formée de 9 ou 10 cellules rétinienues et les plaques basales vues par HESSE. Il décrit la pénétration du nerf optique dans les cellules rétinienues et ses premières ramifications. Pour ESTERLY, la masse centrale de l'œil, entre les cupules optiques, serait formée d'une seule cellule. C'est cette cellule qui contiendrait le pigment. Mais la localisation du pigment n'a été étudiée que sur coupes, une fois le pigment dissous ! ESTERLY a vu, sur le vivant, du pigment rouge, mais n'a pas cherché à le localiser avec précision.

WILSON (1911) décrit brièvement les yeux des *Ergasilidæ*.

LEDER (1914) étudie l'œil des *Pontellidæ* (*Pontella mediterranea*). Il le trouve constitué par une lentille, une cupule de pigment et un *tapetum* occupant la partie interne de la coupe pigmentaire. LEDER n'a pas vu les noyaux des cellules pigmentaires. *In toto*, le *tapetum* montre une couche de couleur verdâtre ; il est strié obliquement ; on a ainsi, dit LEDER, « l'impression qu'il est formé d'un certain nombre de fibrilles parallèles ».

FASTEN (1916) étudie l'œil de *Salmincola edwardsii* (Lœrnæopodidé parasite de *Salvelinus fontinalis*). Il trouve l'œil bien développé ressemblant à l'organe visuel de *Eucalanus elongatus*. Il trouve chaque ocelle (après dépigmentation) « inclus dans « cupule semi-lunaire qui est divisée en étroites bandes par une « striation transversale. Les bandes sont croisées par des « lignes verticales en petits carrés. La surface de chaque ocelle « apparaît ainsi formée de très nombreuses facettes comme les « facettes d'une ommatidie »... Le travail de FASTEN, très visiblement inspiré de celui d'ESTERLY, contient, comme ce dernier, beaucoup d'inexactitudes. Le pigment vu par FASTEN, entre les

corps semi-lunaires, sur des préparations *in toto*, est certainement du pigment sorti des cellules pigmentaires et en voie de diffusion. Enfin, il a probablement dessiné le nerf optique sans l'avoir bien vu.

Aucun des auteurs que nous avons cités ne s'est préoccupé de savoir quelle était la nature du pigment oculaire des copépodes. Ceux qui ont vu une striation des cellules pigmentaires n'ont pas compris la cause de cette striation. Enfin, une formation importante de l'œil que nous appellerons la « couche lamellaire » ne semble avoir été même soupçonnée par aucun d'eux.

Les yeux d'Idya furcata.

L'appareil visuel d'*Idya furcata* adulte est constitué par trois ocelles de structure identique (fig. XVII et XVIII). Deux de ces ocelles sont pairs, droit et gauche, leur axe de symétrie

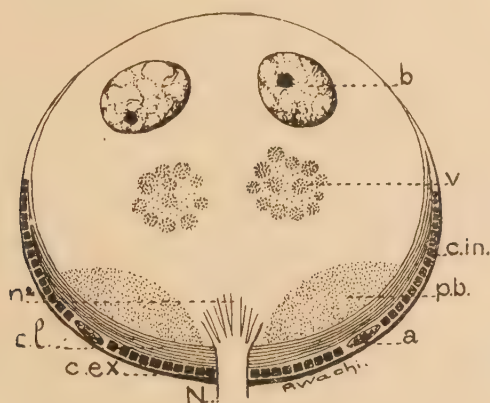


Fig. I. — Coupe schématique d'un ocelle.

a, noyau des cellules pigmentaires ; *b*, noyau des cellules cristalliniennes ; *c. ex.*, couche externe de la cellule pigmentaire contenant le pigment carotinoïde ; *c. in.*, couche interne de la cellule pigmentaire formée de rangées de cubes de carotinoïde protide ; *c. l.*, couche lamellaire ; *N.*, nerf optique ; *n*, ramification du nerf optique ; *p. b.*, plaques basales.

étant perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du copépode. Le troisième est impair et médian et son axe de symétrie, situé dans le plan sagittal de l'animal, est légèrement oblique en bas et en avant. L'appareil visuel constitué par trois ocelles est

celui que l'on rencontre le plus souvent chez les copépodes (Harpacticides, Calanides, Cyclopides, etc.).

Chaque ocelle, subsphérique, comprend trois parties.

1° Une partie réfringente, homogène et transparente, subsphérique formant la partie distale de l'ocelle (sphère cristalline des auteurs). Cette partie réfringente est formée d'un petit nombre de cellules (fig. I) dont le noyau est situé à la partie distale. Au centre des cellules se trouve un appareil particulier, invisible *in vivo*, qui se présente, sur les préparations fixées au Zencker-formol et colorées au MALLORY, comme une sphère jaune entourée de sphérules rouges. A la partie proximale de la cellule, se trouvent les plaques basales qui se colorent en jaune par la méthode de MALLORY. Le nerf optique pénètre dans la sphère réfringente à sa partie proximale et se ramifie ensuite en une dizaine de branches qui pénètrent dans les cellules. Il est difficile de voir ses terminaisons et il est impossible de dire s'il se ramifie dans les cellules, ou s'il ne fait que les traverser pour se ramifier dans la couche lamellaire ou les cellules pigmentaires. On trouvera des renseignements plus précis sur les cellules de la sphère cristalline dans le travail d'ESTERLY.

2° Une partie cupuliforme, fortement pigmentée en rouge, sertissant la sphère cristalline. La cupule est formée de deux cellules aplaties se rejoignant sur les méridiens dorsaux et ventraux de l'œil. Chaque cellule possède un noyau ovalaire (fig. I, *a*). On peut y distinguer une couche externe et une couche interne.

La couche interne, la plus importante, contient le pigment rouge. Ce pigment s'y trouve à l'état amorphe; il apparaît parfois sous forme de sphères plus ou moins bien limitées. Ce pigment rouge présente tous les caractères des carotinoïdes. Il est soluble dans l'éther de pétrole, l'alcool à 95° et l'alcool absolu, le chloroforme, l'acétone, le toluène, le sulfure de carbone, et d'une manière générale dans les solvants organiques neutres. Il est soluble également dans la créosote, les essences et les acides gras. Il est insoluble dans l'eau, les acides minéraux et les solutions alcalines. Le pigment est facilement oxydable; il se décolore rapidement dans les solutions d'acide chromique ou de bichromate de potassium. Il forme avec l'iode un composé brun presque noir (VERNE a montré que ce composé

répond, pour le carotène du homard, à la formule $C^{40}H^{56}I^2$.

L'acide sulfurique concentré fait virer le pigment au bleu, teinte qui disparaît rapidement.

L'acide azotique le fait virer au vert, virage également suivi d'une décoloration rapide.

D'après VERNE (1921), ces différentes épreuves sont nécessaires et suffisantes pour établir histochimiquement la présence

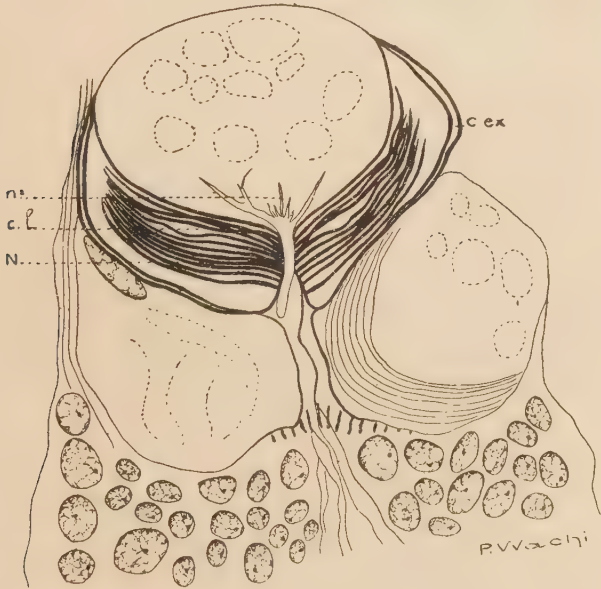


Fig. II. — Coupe de l'appareil visuel, suivant l'axe du nerf optique de l'ocelle médian (L'ocelle médian est coupé obliquement). Sublimé acide osmique.

c. ex., couche à carotène de la cellule pigmentaire ; *c. l.*, couche lamellaire.

Les lamelles sont séparées les unes des autres ; *n.*, ramifications du nerf optique dans les cellules cristalliniennes. En arrière de l'ocelle médian les deux ocelles latéraux (l'un montrant la couche lamellaire) séparés par les nerfs optiques qui pénètrent dans le cerveau.

de corps carotinoïdes. Elles sont cependant incapables de montrer auquel de ces composés on a affaire. Les travaux de ZOFF (1893), de VEGEZZI (1916) et de VERNE (1921) ont bien mis en évidence l'hétérogénéité de la zooérythrine qui peut être constituée, outre le carotène, par des Xanthophylles ou des corps de la même famille chimique et aussi par des produits d'oxydation du carotène.

Le pigment carotinoïde existe dans la cellule, probablement dissous dans quelque constituant lipodique.

La couche interne des cellules pigmentaires n'est visible, dans les conditions normales (c'est-à-dire, chez des Idyas à un régime alimentaire renfermant de la carotène), que sur le bord



Fig. III. — Photomicrographie de la coupe dessinée sur la figure II (P. Jeantet phot.).

aminci de ces cellules, à peu près au niveau de l'équateur de la sphère cristallinième. Il faut pour bien l'étudier examiner des copépodes au régime sans carotène. Chez ces copépodes, le pigment rouge, en quantité minime, ne gêne pas l'observation des parties sous-jacentes.

On voit alors à la face interne des cellules pigmentaires une couche de formations cubiques, rangées en files régulières et colorées en bleu azur assez intense. Ces cubes bleus se comportent vis-à-vis des réactifs exactement comme des carotinoïdes

protides. On sait, depuis les travaux de PALMER et ECKLES (1914) et surtout depuis ceux de VERNE (1921), que les carotinoïdes peuvent se combiner avec des protides, donnant ce que VERNE a appelé, dans le cas d'une combinaison du carotène avec une albumine, une carotinalbumine. J'ai proposé (1925) le terme général de carotinoïde-protide pour les combinaisons, non chimiquement définies, d'un carotinoïde et d'un protide.

Nous donnons ici, d'après VERNE, les propriétés générales de ces corps.

Ils sont solubles dans l'eau ou les solutions de sels neutres très dilués. Ils sont insolubles dans les solvants organiques neutres. Ils sont décomposés par les acides, les alcalis, les alcools méthylique, éthylique, amylique, l'éther sulfurique, les sels de métaux lourds, la chaleur (81 à 90°). Ces agents sont précisément ceux qui décomposent les matières protéiques.

L'action de ces réactifs est accompagnée le plus souvent d'un virage de la teinte du composé. Les carotinoïdes-protides peuvent en effet présenter les teintes les plus variées (bleu, vert, rouge, jaune, etc.). Si la combinaison est détruite par altération du protide, le pigment carotinoïde, séparé de sa combinaison, apparaît avec sa couleur propre, rose plus ou moins foncé.

Les cubes bleus qui présentent les réactions des carotinoïdes-protides appartiennent donc à cette famille chimique.

Ils forment à la partie interne de la cellule, imprégnée de carotène, un pavage régulier (fig. IV).

Nous n'avons jamais pu les retrouver sur coupes quelle qu'ait été la méthode de fixation et de coloration. C'est à ces formations qu'il faut attribuer l'aspect strié ou quadrillé noté par certains auteurs dans les yeux de quelques Copépodes.

3° Une couche anhiste comprise entre les cellules pigmentaires et la sphère cristalline. Elle n'est visible *in vivo* que sur les copépodes au régime sans carotène. Elle se présente alors comme une couche homogène formée de 5 ou 6 lamelles étroitement accolées. La lamelle proximale est appliquée contre la couche des cubes et la lamelle distale contre les plaques basales des cellules de la sphère cristalline (fig. I).

Sur les coupes fixées au sublimé-osmique, les lamelles sont d'un noir intense. Après fixation au sublimé-osmique (suivi, sur coupes, d'un passage à l'eau oxygénée) ou au Zencker-formol,

elles se colorent en bleu par la méthode de MALLORY. Sur certaines coupes, on les trouve, comme sur le vivant, accolées les unes aux autres. Parfois elles se séparent et on a alors des figures comme II et III. Enfin, dans la majorité des cas, les lamelles ont disparu complètement.

Il faut, pour trouver des figures comme III, examiner 6 à 700 coupes. Seules les coupes passant par l'axe du nerf optique permettent de se rendre compte des rapports de ces lamelles.

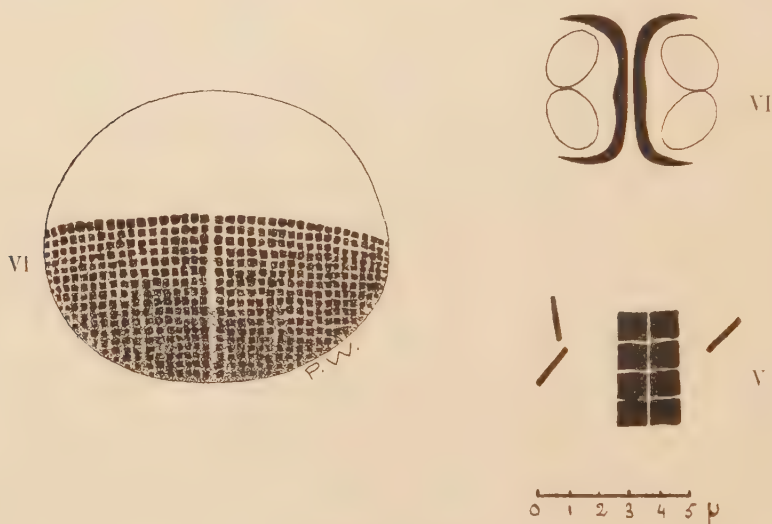


Fig. IV, V, VI.

Fig. IV. — Aspect *in vivo* de la « couche des cubes » montrant la disposition en files de ces éléments ; fig. V. Cubes et bâtonnets biréfringents *in vivo* dans une préparation où l'œil a été dilacéré ; fig. VI. Œil Nauplien. Coupe (sublimé osmique) montrant les cupules pigmentaires et les noyaux de deux cellules cristalliniennes (L'échelle n'est valable que pour la figure V).

La grande rareté des coupes convenablement orientées explique que cette couche lamellaire ait passé inaperçue aux auteurs ayant étudié les yeux des copépodes, soit qu'ils aient examiné des coupes mal orientées, soit qu'ils aient eu affaire à des préparations, sur lesquelles, pour une raison ou pour une autre, l'appareil lamellaire n'était pas apparent.

La couche lamellaire est percée en son centre d'un orifice ovale qui donne passage au nerf optique. (La forme ovale

de l'orifice tient à ce que le nerf optique aborde l'œil obliquement).

L'examen de l'œil en lumière polarisée montre l'existence d'une couche biréfringente, qui, *in toto*, semble bien être la couche lamellaire.

Sur l'œil écrasé, on remarque que ni les cellules cristalliniennes, ni les grains des carotinoïdes, ni les cubes bleus ne sont biréfringents. Seuls sont biréfringents de petits éléments bacilliformes de $1,6 \mu$ de long, animés de mouvements browniens très vifs. Comme on ne retrouve plus, dans des préparations où l'œil a été écrasé, les éléments de la couche lamellaire, il est très probable que ces bâtonnets représentent les constituants des lamelles dissociées.

Oeil Nauplien.

L'œil du Nauplius d'*Idya furcata* est formé de deux cupules colorées en rouge vif, enserrant chacune une partie réfringente formée de deux cellules (fig. VI).

Étant donné la petite taille de l'œil Nauplien, sa structure est difficile à définir avec précision et nous n'avons pu voir si la partie pigmentée (le pigment rouge est, comme dans l'œil de l'adulte, un carotinoïde) était formée d'une ou de deux cellules. Il ne semble pas y avoir d'éléments comparables à la « couche des cubes » et la couche lamellaire, extrêmement réduite, est représentée par quelques éléments, que seule leur biréfringence permet de distinguer.

Valeur physiologique des divers composants de l'œil.

En l'absence de données expérimentales, nous ne pouvons nous baser que sur la morphologie pour essayer de nous rendre compte du rôle de chacun des éléments de l'œil dans la vision.

Il est évident que la sphère réfringente joue le rôle de cristallin. Il est difficile de se rendre compte si les images des objets se forment sur le fond des cellules dans la région de la plaque basale ou dans la zone lamellaire, ou enfin dans la couche pigmentaire.

La présence de ramifications du nerf optique dans les cellules de la sphère réfringente semblerait indiquer que ce sont ces cellules qui fonctionnent comme cellules visuelles. Toutefois, les terminaisons du nerf optique n'ont été vues, ni par les auteurs qui nous précèdent, ni par nous.

Il est possible que les rameaux récurrents du nerf optique que l'on voit se ramifier et revenir en arrière dans l'ocelle traversent les plaques basales et viennent se ramifier dans la zone lamellaire qui représenterait alors un rhabdome. Quelles seraient dans ces conditions les cellules jouant le rôle des cellules rétiniennes des Malacostracés? Ces cellules rétiniennes sont les cellules mères du rhabdome. Nous n'avons pas suivi, chez *Idya furcata*, la formation de la zone lamellaire. Mais comme nous le montrerons par la suite, les cellules rétiniennes des Crustacés Malacostracés, Podophtalmes et Edriophtalmes, contiennent de la carotène. Il nous semble donc possible d'homologuer les cellules pigmentaires des ocelles des Copépodes aux cellules rétiniennes des autres Crustacés. La zone lamellaire, à laquelle il faudrait peut-être joindre la couche des cubes bleus, constituerait le rhabdome. Dans cette hypothèse, la couche lamellaire serait une sécrétion des cellules pigmentaires. On peut admettre une autre hypothèse dans laquelle la couche lamellaire représenterait une sécrétion des cellules cristalliniennes, la sphère réfringente représenterait alors à la fois le cristallin et les cellules rétiniennes.

IV

Remarques sur la présence de carotinoïdes dans la rétine des Crustacés supérieurs. L'œil des Copépodes comparé à celui des Entomostracés et des Malacostracés et aux organes lumineux des Euphausidæ.

La présence de carotène dans l'œil des Copépodes, qui paraît extrêmement générale pour les représentants de ce groupe, nous a engagé à rechercher si ce pigment n'existait pas dans l'œil d'autres Crustacés.

De nombreux mémoires ont été consacrés à la structure de

l'œil des Crustacés. Les auteurs distinguent dans l'œil deux groupes de cellules pigmentaires : les cellules pigmentaires *distales*, situées au niveau de la cornéule et des cellules cristalliniennes, et les cellules pigmentaires *proximales* entourant les cellules rétiniennes. Dans certaines espèces enfin, le pigment se trouve dans les cellules rétiniennes mêmes ou autour du rhabdome. Le pigment dont il est question ici est un pigment insoluble dans les réactifs histologiques (fixateurs, alcools, xylène). Probablement est-il de nature mélanique.

Les pigments carotinoïdes qui existent dans les yeux des Crustacés ne se retrouvent pas dans les coupes étant donnés leurs caractères de solubilité. Sur le vivant, ils sont masqués par les cellules pigmentaires à mélanine. Tous ces faits expliquent pourquoi, jusqu'ici, ils ont pu passer inaperçus de la plupart des auteurs.

Cependant KUNSTLER et GINESTE (1901) notent que le rhabdome est légèrement coloré en rose, sur le vivant, par « l'érythropsine ». DAY (1911) remarque la couleur rouge de l'œil d'un crabe et observe que cette couleur pâlit si l'œil est exposé à la lumière. Il émet l'hypothèse que ce « phénomène est dû à une substance chromatique localisée dans le rhabdome qui subit un pâlissement et est analogue au pourpre visuel des Vertébrés » (p. 333). SEXTON et BING (1916) trouvent que le pigment rétinien des *Gammarus* est constitué par l'association d'un pigment noir et d'un pigment rouge.

Ce sont là les seuls renseignements que nous ayons trouvés sur la présence de pigment rouge dans l'œil des Crustacés supérieurs. Remarquons que KUNSTLER et GINESTE, DAY s'accordent à localiser le pigment rose ou rouge dans le rhabdome tandis que SEXTON et BING le situent dans les cellules rétiniennes.

Nous avons examiné, au point de vue très particulier de l'existence d'un pigment carotinoïde oculaire, trois Crustacés :

1° Un Leptostracé, *Nebalia*, récolté à Roscoff.

2° Un Amphipode indéterminé récolté dans l'anse Saint-Martin (Manche).

3° Un Anomoure, *Pagurus prideauxii* (zoés), récolté également à Roscoff.

Les résultats furent les mêmes pour chacune des espèces étudiées. Les cellules rétiniennes sont bourrées de grains rouge

vif qui présentent toutes les réactions des carotinoïdes. Il est probable que ce fait doit s'étendre, d'une façon générale, à beaucoup d'autres espèces qui n'ont pas été examinées. Il doit exister, dans les cellules rétiniennes de tous les Malacostracés et Leptostracés, un pigment carotinoïde. Il est probable, d'après les observations de KUNSTLER et GINESTE, que ce pigment existe aussi dans le rhabdome.

Sans vouloir entrer ici dans la question du rôle de l'hérédité dans la pigmentation, pour l'étude de laquelle nous renvoyons aux traités de Génétique, nous voudrions faire remarquer que le pigment rouge des yeux de *Gammarus chevreuxi* étudié par SEXTON et BING (1916), et ALLEN et SEXTON (1917 et 1920) est très probablement un carotinoïde. Ce pigment existe dans les cellules rétiniennes mélangé à un pigment noir. Il peut exister seul, ou bien être totalement absent de l'œil, même normalement conformé à d'autres points de vue. Or, ce pigment rouge se comporte au point de vue héréditaire comme un caractère Mendélien récessif.

Si le fait que nous avons établi pour un Amphipode se généralise à tous les représentants de ce groupe, on sera obligé de conclure que la pigmentation par un carotinoïde des cellules rétiniennes est sous la dépendance de facteurs héréditaires.

L'œil des Copépodes comparé à celui des autres Entomostracés et des Malacostracés.

Dans le groupe des Copépodes, l'œil présente une remarquable unité de plan de composition. Les yeux des *Corycæides*, en apparence plus compliqués, peuvent être ramenés facilement au type décrit chez *Idya furcata* ; ils n'en diffèrent en réalité que par l'allongement des cellules rétiniennes et par la présence d'une lentille, différenciation cuticulaire le plus souvent. Il est vraisemblable qu'une étude approfondie mettrait en évidence, dans les yeux de ces *Corycæides*, les cellules pigmentaires et la couche lamellaire telles que nous les avons décrites chez *Idya furcata*.

Il semble que, parmi les Entomostracés certains Ostracodes et Branchiopodes aient une structure oculaire semblable à celle des Copépodes. Ce sont, d'après les descriptions et les figures

de CLAUS (1891), *Candonella brachyura*, *Cyclocypris ovum* et *Cypridina mediterranea* pour les Ostracodes, *Estheria ticinensis* pour les Branchiopodes. L'œil des Phyllopoques se rapprocherait plutôt de l'œil des Malacostracés.

L'œil des Cladocères paraît de structure différente, et chez les Daphnies, par exemple, où j'ai pu le rechercher, ne renferme pas de pigment carotinoïde.

Nous trouvons chez les Malacostracés l'œil à facettes si caractéristique. Nous avons homologué à l'ensemble cristallin et cellules cristalliniennes d'une ommatidie, la sphère réfringente d'un ocelle de Copépode. Nous avons enfin homologué le rhabdome à l'appareil lamellaire. L'œil des Malacostracés adultes présente une grande uniformité de structure, et les analogies que l'on peut établir entre une ommatidie de Malacostracé et un ocelle de Copépode sont assez lointaines et relèvent plutôt d'une similitude hypothétique de fonction que d'une ressemblance morphologique. Les rapports entre les cellules et le nerf optique dans un ocelle et une ommatidie sont, en particulier, différents.

Il existe cependant, chez certains Schizopodes des grandes profondeurs de la famille des *Euphausiidae*, des organes lumineux assez particuliers qui offrent avec l'œil des Copépodes une remarquable analogie structurale. Ces organes, déjà vus par CLAUS et par SARS, ont été bien étudiés par CHUN (1896) dans les genres *Nematoscelis* et *Euphausia*.

Les organes lumineux des yeux pédonculés possèdent tous les éléments de l'ocelle d'un copépode : cellules pigmentaires aplaties contenant un pigment rouge soluble dans l'alcool (très vraisemblablement un carotinoïde) et, sertissant l'organe lumineux comme une cupule, une couche lamellaire (réflecteur de CHUN) constituée par une couche de lamelles concentriques qui se fibrillent après l'action des réactifs. CHUN pense que le réflecteur est formé par les cellules pigmentaires. Le réflecteur embrasse dans sa concavité un certain nombre de cellules (homologues des cellules cristalliniennes des ocelles des copépodes) qui enserrent elles-mêmes un « corps strié » lequel, comme l'a reconnu SARS (1883), est le producteur de lumière. Ce corps strié est phosphorescent, même sorti de l'œil. Le nerf optique, exactement comme chez les copépodes, traverse les

cellules pigmentaires et la couche lamellaire. Il existe, en plus de ces formations, quelques cellules particulières prolongeant en avant l'organe lumineux. L'organe lumineux tel que nous venons de le décrire est l'organe lumineux du pédoncule oculaire de *Nematoscelis rostrata*. Les organes lumineux du pédoncule oculaire d'*Euphausia pellucida* et les organes lumineux thoraciques et abdominaux de *Nematoscelis mantis* ont une structure analogue. Ils possèdent cependant une lentille formée par un groupe de cellules et un anneau entourant cette lentille, anneau formé de couches cellulaires plus ou moins différenciées. Mais la différence la plus importante avec les organes lumineux des yeux pédonculés de *Nematoscelis rostrata* et avec les ocelles des copépodes consiste en ce que le nerf optique ne traverse pas les cellules pigmentaires et la couche lamellaire, mais pénètre latéralement dans les organes lumineux.

Ces organes lumineux existent déjà dans les larves non encore écloses des *Euphausiidae*, chez lesquelles le réflecteur est déjà formé.

CHUN se rattache, pour l'interprétation morphologique de ces organes lumineux, à l'opinion de Sars « qui les considère comme des organes *sui generis* ».

Les organes lumineux des *Euphausiidae* présentent, nous venons de le montrer, une analogie morphologique frappante avec les ocelles des copépodes (ocelle du type *Idya furcata*).

Ces organes lumineux représentent pour nous des ocelles de copépodes déviés de leur fonction visuelle primitive, et possédant, en plus des constituants de ces ocelles, quelques formations particulières qui en compliquent la structure sans toutefois en altérer le type.

V

L'origine du pigment oculaire du Nauplius. Le pigment dans le sang.

Lorsque le Nauplius d'*Idya furcata* sort de la coque de l'œuf, son œil est déjà fortement pigmenté en rouge. Cette pigmentation se produit au moment de la formation de l'intestin

embryonnaire. VERNE a montré que, dans les œufs des crustacés décapodes, se trouvaient :

1° un carotinoïde dissous dans des globules gras ;

2° une carotinalbumine.

Il a montré également que la carotène circule dans le sang du crabe, combinée à un protide, ainsi que, d'après les recherches de PALMER et ECKLES, la carotène dans le plasma de la vache.

Nous avons donc été amenés à rechercher le pigment dans le sang d'*Idya furcata*, à voir sous quelle forme on l'y rencontrait et sous quelle forme on le trouvait dans les œufs.

Si l'on examine une femelle d'*Idya* âgée de 5 jours environ, c'est-à-dire avant la première poussée oogénétique, on constate que le sang renferme un grand nombre de gouttelettes sphériques, réfringentes, de taille variable.

Les unes sont incolores, les autres sont colorées en orangé tirant sur le rouge. L'intensité de la coloration est d'ailleurs variable. Le pigment dissous dans les gouttelettes lipidiques est un carotinoïde.

Les globules lipidiques présentent les réactions suivantes :

Pas de croix de polarisation à l'examen au microscope polarisant.

Rouge neutre *in vivo* : pas de coloration.

Sulfate de bleu de Nil *in vivo* : quelques globules rose pâle, les autres incolores.

Bleu d'indophénol naissant : coloration bleu violacée.

Après fixation au formol neutre : le Soudan III donne une coloration orangée, l'écarlate 2R une coloration orangée tirant sur le jaune, le sulfate de bleu de Nil une coloration variant du rose pâle au bleu pâle.

La réaction des acides gras au formol acétate de cuivre est négative.

Le tétr oxyde d'osmium à 2 0/0 donne aux sphérules une teinte bistre qui vire au noir après réduction secondaire par l'alcool.

Ces réactions tinctoriales sont celles des combinaisons d'acides gras et de phosphoprotéines. En l'absence d'une détermination chimique, nous admettrons donc que les gouttelettes réfringentes du sang sont des lipo-protéides (Il existe dans le

sang d'*Idya* des formations très particulières, biréfringentes, prenant naissance dans les globules lipo-protéiques et qui finissent par devenir fusiformes, montrant alors une structure fibrillaire. Nous n'avons pas réussi à élucider la nature de ces formations).

Au cours de l'ovogénèse, les gouttelettes lipo-protéiques incolores disparaissent à peu près complètement, les gouttelettes colorées complètement. Elles passent dans les oocytes où nous allons les retrouver.

VI

Les réserves des oocytes. La segmentation. Le sort des réserves et le cycle du pigment au cours du développement.

Ainsi que le remarquait JURINE (1820), « les femelles des copépodes restent stériles sans la copulation ».

Chez *Idya furcata*, l'accumulation des réserves dans les oocytes de premier ordre ne commence qu'après l'accouplement. Il y a lieu de se demander si c'est l'accouplement seul qui produit le déclenchement de la croissance des oocytes ou bien s'il y a fécondation des oocytes avant la phase d'accroissement et les mitoses réductionnelles.

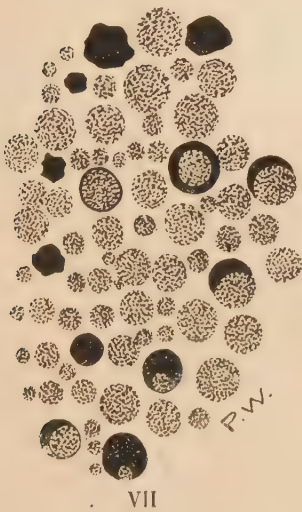
HÄCKER (1892) qui a étudié l'ovogénèse de *Canthocamptus staphylinus* et de *Cyclops strenuus* voit, chez ces deux espèces, la copulation des noyaux suivre la deuxième mitose réductionnelle. Il n'a pas vu la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf. Nous n'avons pas trouvé d'autres renseignements sur cette question dont l'examen sortirait du cadre de ce travail.

Quoi qu'il en soit, le développement de l'ovaire se fait en 48 à 72 heures à partir de l'accouplement. Les oocytes, par suite de l'accumulation des réserves, subissent un accroissement considérable.

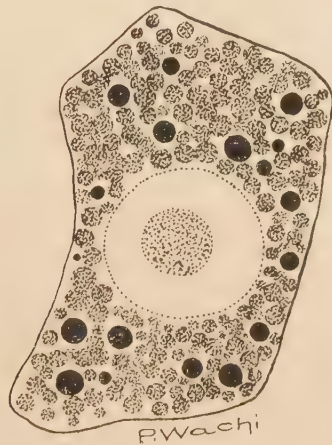
Les substances de réserve des œufs sont constituées par des gouttelettes lipoprotéiques, des sphérules vitellines et du glycogène uni aux sphérules vitellines.

1° Gouttelettes lipoprotéiques. Elles présentent les mêmes réactions que les gouttelettes lipoprotéiques du sang.

2° Sphérules vitellines. Les sphérules vitellines, assez réfringentes, se colorent *in vivo* en rouge franc par le rouge neutre. Après fixation elles se colorent en rouge par la safranine et la fuchsine acide. Toutes les réactions des lipoides sont négatives à leur niveau (sulfate de bleu de Nil, bleu d'indophénol naissant, Soudan III, pas de coloration). Les réactions des albuminoïdes (DERRIEN-TURCHINI, MILLON-DENIGES, réaction à la ninhydrine) y sont également négatives. Qu'il entre cependant des protides



VII



VIII

Fig. VII et VIII.

Fig. VII. — Les réserves d'un oocyte en voie de croissance (Coupe sublimé-osmique). Sphérules gris vitellus constitué par un carotinoïde-protide. Sphérules, croissants et anneaux noirs; divers aspects des lipides; fig. VIII. Jeune oocyte (sublimé osmique).

dans la constitution des sphérules vitellines, cela ne peut faire aucun doute, car ils présentent les réactions des carotinoïdes-protides. Les réactions négatives peuvent s'expliquer, à notre avis, par l'existence dans les sphérules vitellines d'une combinaison lipoprotéique. Certaines figures cytologiques semblent plaider en faveur de cette hypothèse. On trouve en effet dans le cytoplasme des oocytes en voie de croissance (sur des coupes d'animaux fixés au sublimé-osmique) les aspects suivants (fig. IX) : *a*) sphérules vitellines (coloration grise par le sublimé osmique); *b*) sphérules lipoprotéiques (noires); *c*) anneaux ou

croissants noirs entourant les sphérules grises. Il est probable que ces figures représentent des stades de séparation du complexe vitellin et des lipoprotéides. C'est sous forme de combinaison lipoprotéique que les réserves albuminoïdes doivent pénétrer dans les oocytes (Remarquons que cette pénétration se fait par l'intermédiaire des cellules des gaines ovariennes qui entourent les cordons d'oocytes d'une enveloppe continue, d'épaisseur très faible).

Le carotinoïde se trouve dans le sang, dissous dans les globules lipoprotéiques (une partie est peut-être combinée aux protides du sang). On le retrouve dans les œufs, combiné à des protides. On peut hypothétiquement schématiser ainsi la marche des phénomènes :

1° Enrichissement en protides des globules lipoprotéiques et formation de la combinaison carotinoïde-protide probablement grâce à l'intervention d'une fraction lipoidique (1).

2° Pénétration du complexe dans les oocytes. Séparation des globules vitellins (carotinoïde-lipoprotéide pauvre en lipides) et des sphérules lipoprotéiques (pauvres en protides). Les phases de cette séparation seraient représentées par les images cytologiques décrites ci-dessus.

Avant de suivre le sort de ces réserves au cours de la segmentation, nous dirons quelques mots de la segmentation elle-même

(1) Remarquons que chez *Clava squamata* (Hydraire) il se passe des phénomènes analogues. EPHRUSSI (1925) qui a étudié d'une manière précise la vitellogénèse de cet animal, trouve d'abord dans le protoplasme des oocytes des gouttelettes grasses osmio-réductrices, qui perdent peu à peu leur osmiophilie, puis disparaissent pendant que se forment les sphérules vitellines. Or les sphérules vitellines de *Clava* sont formées (EPHRUSSI l'a bien montré par une série de réactions histo-chimiques) par un complexe lipoprotéique. En même temps que se forment ces sphérules, des granulations basophiles, d'abord abondantes, disparaissent. EPHRUSSI en conclut que les sphérules vitellines sont formées, en partie tout au moins, par les globules graisseux et les granulations basophiles. En outre, TEISSIER (1925) a montré que le pigment des œufs de *Clava* était un « carotinoïde-albumine » qui se trouvait dans les balles vitellines.

Nous pouvons donc conclure des travaux d'EPHRUSSI et de TEISSIER que le pigment carotinoïde pénètre très probablement dans les oocytes, dissous dans les lipides, et que ce carotinoïde, pendant la formation des globules vitellins, se combine à leurs constituants protidiques. Or PALMER et ECKLES ont supposé que la combinaison carotinoïde-protide ne peut se faire qu'à l'intervention d'un lipide phosphoré.

La constitution lipoprotéique des balles vitellines de *Clava*, comme aussi la présence d'une combinaison carotinoïde-protide-lipide trouvée par TOUMANOFF (1926) dans les gonades de quelques holothuries vient à l'appui de cette manière de voir, à laquelle nous nous rangeons.

chez les copépodes en général et chez *Idya furcata* en particulier.

*La segmentation et le sort des réserves
au cours de la segmentation.*

La segmentation chez les copépodes. — La segmentation a été étudiée chez un certain nombre de copépodes libres et parasites.

CLAUS (1863) donne quelques renseignements fragmentaires sur la segmentation chez *Oithona*, HÖCK (1877) étudie celle de *Temora Clausii*, GROBBEN (1881) celle de *Cetochilus septentrionalis*, URBANOVICZ (1884) *Cyclops elongatus* et *quadricornis*, HÄCKER (1897) *Cyclops brevicornis*, SCHIMKEVITCH (1896) *Chondracanthus* et *Notopterophorus*, MAC CLENDON (1907) *Pandarus sinuatus* et *Læmargus muricatus*, AMMA (1911) *Cyclops fuscus* et *albidus*, *Diaptomus caeruleus*, *Canthocamptus staphylinus* et *Heterocope saliens*, KESTIVEN (1912) *Ubius Hilli*, FUCHS (1913-14) *Cyclops*, CAULLERY et MESNIL (1919) *Xenocaeloma Brumpti*, JACOBS (1924) *Cyclops viridis*.

De l'examen de ces travaux, on peut tirer la conclusion que la segmentation chez les copépodes se fait suivant deux types différents :

1° Type *Læmargus*, *Pandarus*, *Xenocaeloma* : segmentation inégale avec macro et micromères.

2° Type *Cyclops*, *Diaptomus*, *Canthocamptus* : segmentation totale et égale. C'est à ce second type qu'appartient la segmentation d'*Idya furcata* qui ne paraît pas avoir été étudiée jusqu'ici.

La segmentation chez Idya furcata. — Peu après la deuxième mitose réductionnelle, les œufs sont évacués dans le sac ovigère (la formation du sac ovigère dure environ deux à trois heures). Pour les processus cytologiques des divisions nucléaires, consulter les travaux de MOROFF (1909) et de MATSCHK (1910).

La segmentation, à partir du moment où l'œuf est évacué dans le sac ovigère, dure de 50 à 72 heures suivant les conditions de température. La durée totale du cycle dure environ 10 jours à 17° : Durée : de l'éclosion à l'accouplement 6 jours ; accouplement à formation du sac ovigère 2 jours ; formation du sac jusqu'à éclosion du Nauplius 2 jours.

La segmentation, extrêmement régulière, aboutit, au stade 128 (après des stades 2, 4, 8, 16, 32, 64 tout à fait normaux,)

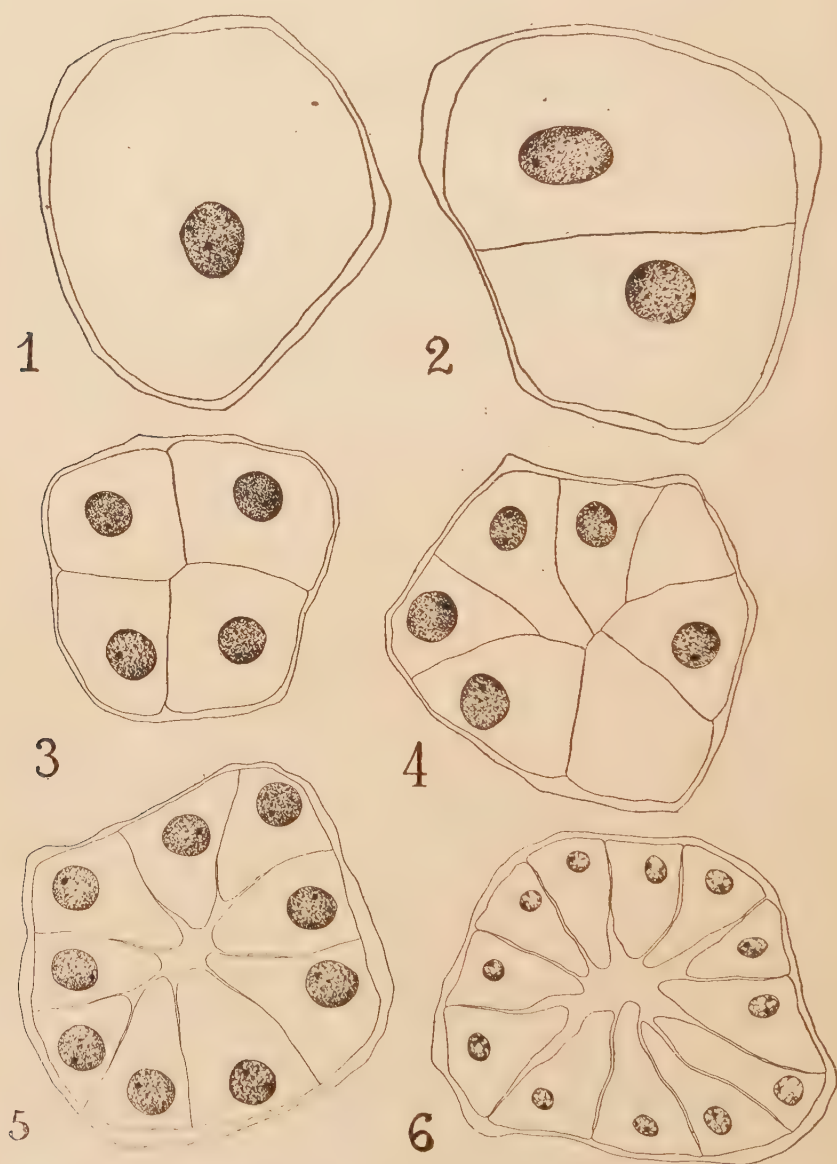


Fig IX. — Segmentation ; 1, l'œuf venant d'être évacué dans le sac ovigère ; 2, stade 2 ; 3, stade 4 ; 4, stade 8 ; 5, stade 16 ; 6, stade 64.

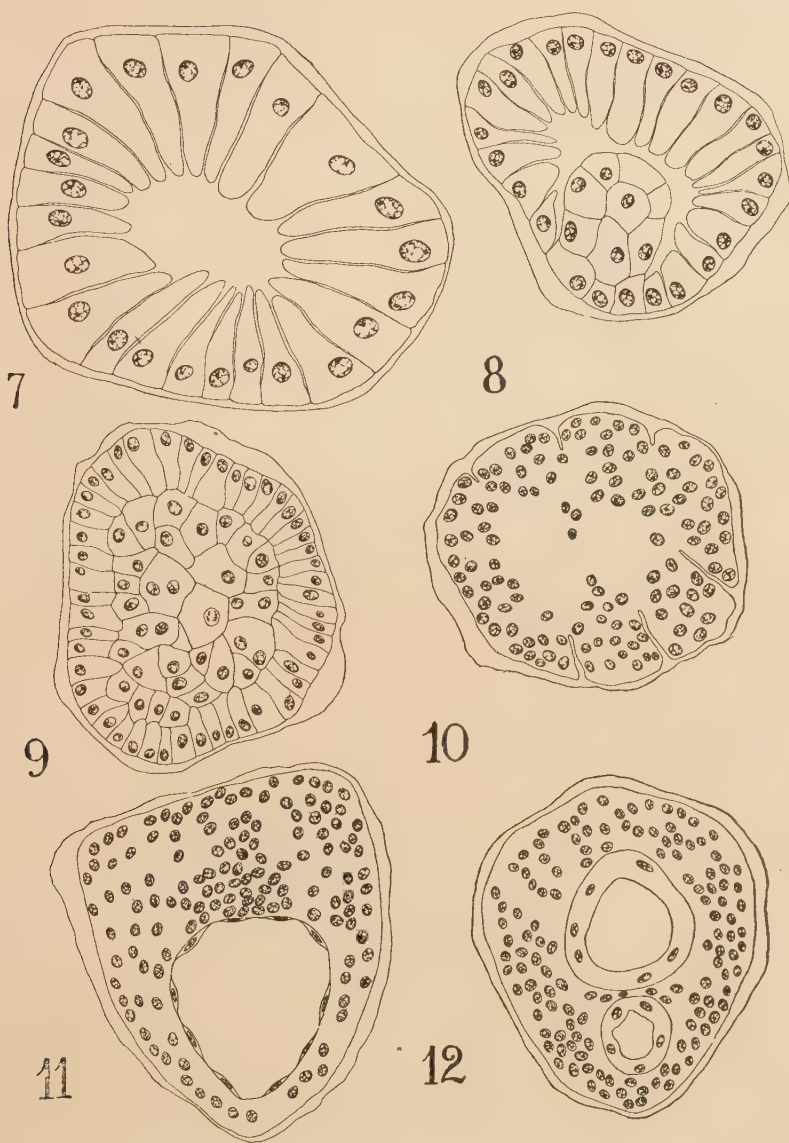


Fig. X. — Segmentation (*suite*). 7, stade 128 ; 8, stade 256, début de la formation du bourgeon endodermo-mésodermique ; 9, le bourgeon endodermo-mésodermique (contenant les cellules mères des cellules sexuelles) remplit complètement la cavité de segmentation ; 10, ébauche des appendices (lobulations périphériques) ; 11, les cellules intestinales aplaties viennent de se différencier ; 12, cellules intestinales volumineuses ; l'intestin recourbé en V est coupé en deux endroits.

fig. IX), à une blastula formée de cellules allongées (fig. X). Nous n'avons pas remarqué de granules spéciaux (comme ceux décrits chez *Cyclops* par FUCHS et AMMA autour de l'un des pôles des premières mitoses, et qui différencient la cellule-mère des produits sexuels. C'est à ce stade que commencera la prolifération des cellules-mères de l'endoderme et du mésoderme. Au stade 236 (fig. X, n° 8), le bourgeon endodermomésodermique occupe déjà une bonne partie de la cavité de segmentation.

Au stade suivant, il la remplit complètement (fig. X, n° 9). C'est alors qu'apparaissent (fig. X, n° 10) de profonds sillons externes annonçant la formation des ébauches d'appendices. Puis se forme l'intestin embryonnaire pendant que l'œil se pigmente (fig. X, n° 11, l'œil n'est pas représenté).

Il existe à l'extrémité postérieure du Nauplius un certain nombre de grosses cellules ectodermiques en tous points comparables à celles notées par CANT chez *Aplostoma*, par MAC CLENDON chez *Pandarus* et par CAILLERY et MESSIL chez *Xenocoloma*.

Les réserves au cours de la segmentation.

Lorsque l'œuf passe dans le sac ovigère, il possède un noyau subcentral entouré d'une masse protoplasmique bourrée de sphérules vitellines et lipidiques. La segmentation n'entraîne aucun changement dans la répartition des réserves. On peut, au stade 128, les retrouver avec la même disposition que dans l'ovocyte (fig. XI et fig. XII). Toutes les cellules contiennent, autant qu'il est possible de l'apprécier sur des coupes, la même quantité de réserves, réparties de façon analogue. Même au cours de la poussée de cellules endodermomésodermiques dans la cavité de segmentation, aucune modification apparente ne se produit dans les réserves (fig. XIII) et il en est de même jusqu'à ce que la cavité de segmentation soit complètement obturée par les cellules endodermiques et mésodermiques. A ce moment marqué par la lobulation périphérique, ébauches des appendices naupliens) commence la migration des réserves. Ces réserves, réserves lipidiques, sphérules vitellines, sont expulsées des cellules et se réunissent au centre de l'embryon (fig. XIV). Les sphérules vitellines confluent en un certain

nombre de grosses masses subsphériques (une dizaine environ). Les globules lipidiques, d'abord indépendants dans les cellules, se retrouvent inclus dans les masses vitellines (fig. XIV). Toutefois, un certain nombre de sphérules vitellines restent libres dans les espaces intercellulaires et ne se réunissent pas

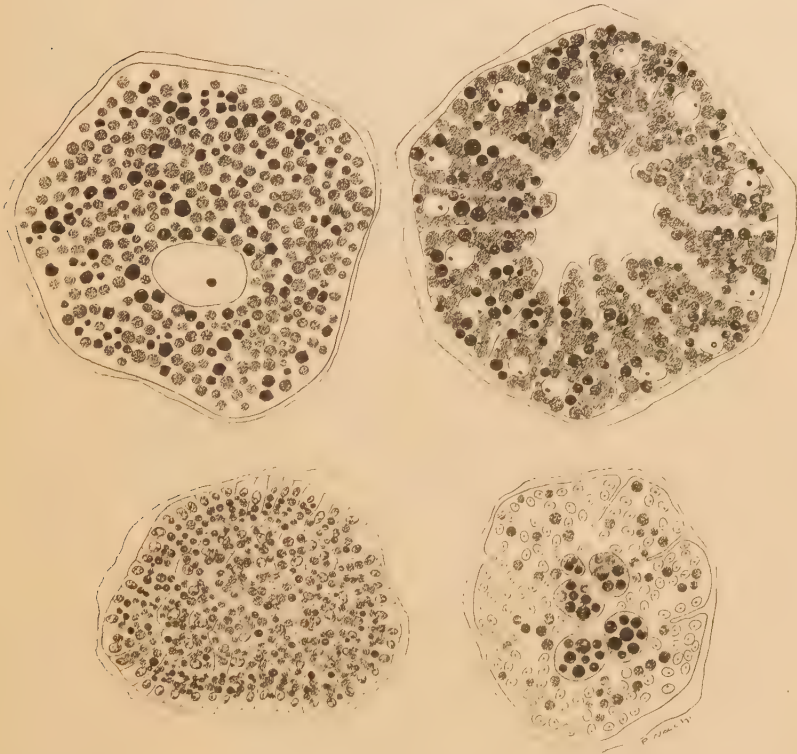


Fig. XI, XII, XIII, XIV.

Fig. XI (Sublimé osmique). Œuf non segmenté ; fig. XII, stade 64, réserves intracellulaires ; fig. XIII. Bourgeon endodermo-mésodermique remplissant la cavité de segmentation, réserves intracellulaires ; fig. XIV (demi-schématique). Les réserves expulsées des cellules sont réunies au centre de l'œuf. Globules lipidiques dans les masses vitellines. Présence de masses vitellines isolées.

aux masses principales. L'intestin du Nauplius se forme autour de la masse principale de réserves qui est constituée par un bloc vitellin unique, parsemé de gouttelettes lipo-protéidiques (fig. XV). Un certain nombre de balles vitellines — celles pré-

cisement qui étaient restées isolées — ne se retrouvent pas dans la lumière intestinale (fig. XIV).

Les cellules intestinales, au moment même de la formation de l'intestin, sont aplaties et ne contiennent pas d'inclusions (fig. XV). Elles ne tardent pas à phagocyter activement les réserves intra-intestinales et s'épaississent alors considérablement (fig. XVI).

Après un séjour intracellulaire, sur la durée duquel nous ne sommes pas fixés, le vitellus et les globules lipo-protéiques sont expulsés dans le plasma sanguin du Nauplius. L'expulsion du vitellus se fait alors que celui-ci est encore sous une forme figurée. Il a toutefois perdu une partie de ses affinités pour la fuchsine, modification tinctoriale probablement en rapport avec les changements provoqués par les diastases digestives.

La plus grande partie du vitellus intra-intestinal est phagocytée. Il reste cependant, dans le tube digestif du Nauplius, une masse rosée, renfermant des cristaux jaunâtres. Cette sorte de méconium, représentant probablement des déchets du métabolisme, sera expulsé quelques minutes après la libération des Nauplius de la coque ovulaire.

Le pigment au cours de la segmentation.

Nous avons vu que le pigment carotinoïde, qui se trouvait dans le sang, dissous dans des globules lipoprotéiques, se retrouve dans les œufs combiné à un protide. Les réactions des carotinoïdes protides sont difficiles à effectuer au niveau des sphérules vitellines isolées. Il faut, pour avoir des réactions histochimiques nettes, choisir le moment où, avant la formation de l'intestin, les sphérules vitellines sont réunies en une dizaine de gros amas. Ces masses, incolores *in vivo*, présentent toutes les réactions des carotinoïdes-protides. En particulier leur virage au rose sous l'influence de la chaleur ou du bichlorure de mercure est extrêmement net. Jusqu'à la formation de l'intestin du Nauplius, le vitellus et les globules lipidiques restent incolores.

Dès que l'intestin est formé autour des réserves, le vitellus incolore vire à l'orange pâle et les globules lipo-protéiques

intravitellins prennent peu à peu une teinte orangée. Le vitellus qui se colorait en rouge par le rouge neutre prend alors avec ce colorant une teinte violette indiquant un pH assez bas, probablement voisin de 4,5-5, mais que nous n'avons pas déterminé.

L'interprétation de ces faits est aisée, à la lumière des travaux de VERNE.

Sous l'influence d'un ferment protéolytique, le protide du vitel-

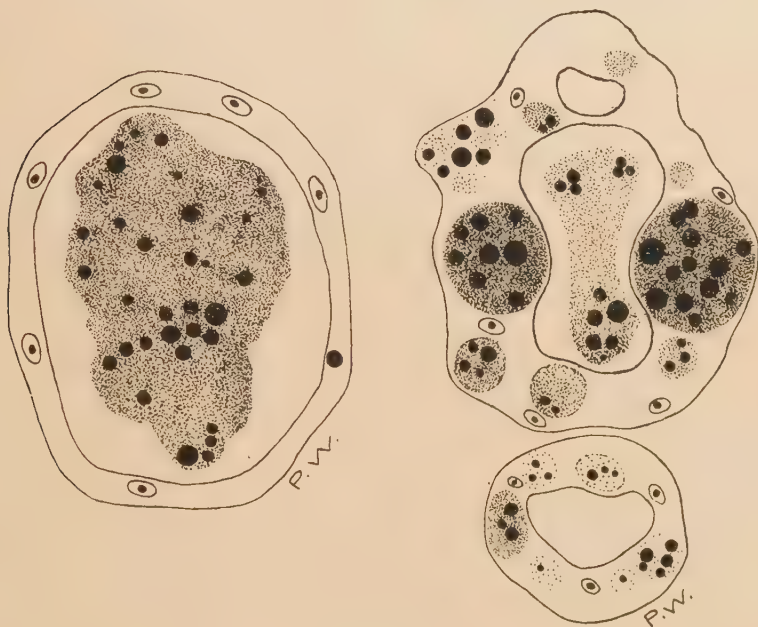


Fig. XV et XVI.

Fig. XV (Sublimé osmique). Intestin moyen de Nauplius peu après sa formation. Les réserves réunies en une seule masse. Un globule lipidique dans une cellule intestinale; fig XVI (Flemming. Safranine Picro indigo-carmin). Coupe intéressant les 2 segments du V formé par le tube digestif. Les cellules intestinales ont fragmenté le vitellus et l'ont phagocyté à peu près complètement.

lus est digéré. Le carotinoïde du complexe carotinoïde-protide se précipite. Le vitellus prend une coloration orangée. Les globules lipo-protéiques dissolvent alors le carotinoïde et c'est cet ensemble de vitellus en partie digéré, renfermant des globules lipoprotéiques tenant un pigment carotinoïde en dissolution,

que l'on retrouve dans les cellules intestinales. Nous avons vu (p. 221) qu'un certain nombre de balles vitellines restaient en dehors de l'intestin. Ces balles vitellines disparaissent peu à peu, semblant se dissoudre dans le plasma du Nauplius à la constitution duquel elles participent. Le pigment carotinoïde qu'elles contiennent se fixe sur l'œil du Nauplius.

Il faut en effet remarquer que la pigmentation de l'œil Nauplien apparaît, au moment même de la formation de l'intestin, avant la digestion du vitellus. Il n'est donc pas douteux que ce soit le pigment du vitellus extra-intestinal qui constitue le premier pigment de l'œil Nauplien.

(Toutefois le pigment des sphérules lipidiques après que celles-ci, expulsées des cellules intestinales, sont passées dans le sang, interviendra également dans la coloration de l'œil).

Ce phénomène n'est d'ailleurs pas particulier à *Idya furcata*. L'examen des figures données par CANTU (entre autres auteurs) montre par exemple que l'œil Nauplien de *Bonnierilla longipes* est coloré en rouge avant le virage de la masse de réserve verte, qui est probablement, comme chez *Idya furcata*, un carotinoïde-protide. La présence de carotinoïdes-protides dans les œufs paraît d'ailleurs être un fait assez général chez les copépodes. C'est la présence de ce pigment qui rend compte des colorations variées des œufs dans ce groupe zoologique et des changements de teinte qui se produisent au cours du développement. Il est probable que le transport du pigment dans l'œil se fait par l'intermédiaire des gaines des nerfs optiques. On voit en effet chez *Idya furcata* deux tractus roses qui partent des yeux. Chez *Notodelphis agilis*, CANTU a noté une zone rose autour du cerveau. Ces observations nous portent à croire que c'est dans les espaces conjonctifs péri-nerveux que circule la carotène qui se rend dans l'appareil oculaire.

Le cycle du pigment pendant le développement chez Idya furcata et chez Clava squamata.

Il était intéressant de comparer le cycle du pigment pendant le développement chez *Idya* et chez *Clava* (Hydraire gymno-blaste), étudié par TEISSIER (1925). Il y a entre ces deux évolu-

tions un certain nombre de ressemblances et de différences que nous voudrions mettre en valeur.

Chez *Clava* (TEISSIER, 1925) comme chez les crustacés décapodes (VERNE, 1921) et comme chez *Idya* (LWOFF, 1925), un carotinoïde-protide est mis en réserve dans les œufs.

Pour TEISSIER, le carotinoïde des œufs de *Clava* (en majeure partie une xanthophylle) semble rester inutilisée. Nous avons montré que chez *Idya* les carotinoïdes de l'œuf entraient dans la pigmentation de l'œil.

Chez *Clava* la digestion des réserves, qui se fait après la délamination de la morula, commence d'abord dans l'*ectoderme*. Les réserves restent intracellulaires.

Chez *Idya*, les réserves sont expulsées des cellules. Leur digestion et leur phagocytose constituent le premier acte physiologique des cellules intestinales (endodermiques) venant de se différencier.

VII

L'origine des carotinoïdes.

PALMER et ECKLES admettent que les organismes supérieurs sont incapables d'effectuer la synthèse du carotène. VERNE se range à cette manière de voir pour ce qui concerne les mammifères et les oiseaux. Mais, pour lui, « le carotène qui constitue la majeure partie de la zooérythrine des Crustacés est élaboré dans l'organisme de ces animaux ».

VERNE se base, pour soutenir sa théorie de l'origine synthétique des carotinoïdes chez les décapodes, sur les arguments suivants :

1° La formation de la zooérythrine est un véritable phénomène de sécrétion dans lequel les mitochondries jouent un rôle actif et qui se fait grâce à l'énergie empruntée aux rayons lumineux.

2° Il existe dans l'organisme des crustacés une quantité de pigment telle qu'il faudrait admettre que ce crustacé fait passer à travers son tube digestif une quantité considérable de substances alimentaires.

3° Pendant le jeûne, le nombre des érythrophores ne diminue pas et la coloration ne s'atténue pas.

4° Il existe, chez les crustacés, des isomères de la carotène, ce qui s'explique difficilement dans le cas d'une origine alimentaire (les crustacés ayant une nourriture analogue), et qui s'explique au contraire dans le cas de l'autosynthèse.

VERNE a fait jeûner des écrevisses pendant cinq mois, des *Carcinus mænas* pendant quarante-cinq jours. Ces animaux en inanition « ne présentaient pas de modification de la pigmentation quant à la quantité et quant au nombre des chromatocytes ».

Les expériences de ABELOOS et FISCHER (1926), montrant que le carotène des crabes peut provenir en partie des carotènes ingérés, ne résolvent pas le problème.

Les expériences de E. FISCHER (1927) qui a montré que des *Carcinus mænas* nourris de chair de merlan (dépourvue de carotène) pendant plusieurs semaines, continuaient à excréter des carotinalbumines (provenant de la sécrétion du foie) sont plutôt en faveur de l'origine synthétique des composés carotinoïdes. Il y aurait donc, chez les décapodes, des carotinoïdes d'origine synthétique et des carotinoïdes d'origine alimentaire.

Chez les crustacés inférieurs, les seuls renseignements que l'on possède sur l'origine des carotinoïdes sont ceux de VERNE (1923) qui a montré que le pigment rouge des Daphnies était d'origine alimentaire.

R. BLANCHARD (1889 et 90) qui a étudié le pigment des *Diaptomus* et a trouvé qu'il avait « tous les caractères des carotinoïdes », a conclu de cette constatation à la « possibilité pour l'organisme animal de fabriquer des hydrocarbures » sans penser à l'origine alimentaire possible de ces corps.

ZOFF (1893) a réétudié le pigment rouge de *Diaptomus*. Il le trouve constitué de plusieurs carotinoïdes dont un carotinoïde jaune de formule $C^{38}H^{56}$. Il ne se prononce pas sur l'origine du pigment.

Nous avons entrepris une série d'expériences pour essayer de voir si les copépodes pouvaient ou non faire la synthèse de leurs carotinoïdes.

Des *Idya* ont été nourries avec les aliments suivants :

Muscles de merlan (dépourvus de carotinoïdes, ABELOOS et

FISCHER, 1927); hématies de lapin lavées à l'eau physiologique (voir p. 196); staphylocoque blanc (cultivé sur gélose ordinaire); *Bacterium coli*, *Bacillus pyocyaneus*, cultivés en milieu synthétique (voir p. 197).

Toutes les cultures étaient faites dans des tubes à essai de 16 millimètres de diamètre contenant environ 12 centimètres cubes d'eau de mer.

Les protistes ont été éliminés des cultures par des lavages répétés des copépodes (on introduisait dans chaque tube une femelle portant un sac ovigère). Les examens directs aussi bien que les subcultures montrèrent l'absence de tout protiste pigmenté (diatomées, eugléniens, flagellés à stigma, etc.). Les bactéries n'ont pu être éliminées, mais furent cependant réduites à un petit nombre d'espèces. L'examen de cultures de ces espèces montra qu'il s'agissait d'espèces achromogènes (cette constatation était intéressante à faire, car on sait, depuis les travaux de LUBIMENKO, que certaines bactéries possèdent des pigments carotinoïdes (lycopine combiné avec une albumine dans le cas des *Chromatium* de LUBIMENKO, carotinoïde-globuline dans celui des *Chromatium* étudié par LÉVY, WURMSER et TEISSIER).

Nous croyons donc avoir cultivé des copépodes dans un milieu sans carotène. Toutes les expériences, quelle qu'ait été la nourriture fournie aux *Idyas* (muscle de merlan, hématies, bactéries cultivées en milieux synthétiques), donnèrent d'ailleurs les mêmes résultats.

Nous résumerons ici quelques-unes de ces expériences (nous rappelons que nous sommes partis d'*Idyas* lavées et que lesensemencements sont faits avec une femelle portant un sac ovigère).

Série A. Le 10-I-27. Une femelle (provenant d'une culture en hématies) est portée dans un tube contenant des hématies [22].

Le 21-I. Une femelle de [22] est isolée en eau + hématies, elle libère des Nauplius le 23-I [41 A].

Le 24-I cette femelle de [22] qui avait reformé un sac ovigère est isolée en eau + hématies [41 B] et donne des Nauplius le 26-I.

Le 27-I. Cette même femelle qui a formé un troisième sac ovigère est portée dans un tube d'eau + hématies [41 C].

Le 2-II-27, une femelle de [41 A] est isolée et donne naissance le 5-II, à des Nauplius.

Série B. Le 17-I-27. Une femelle provenant d'une culture en eau + staphylocoque est isolée en eau + staphylocoque [44].

Le 3-II, une femelle de [44] est isolée en eau + staphylocoque [58].

Le 17-II une femelle de [58] est isolée en eau + coli (en milieu synthétique) [97].

Le 17-II, une autre femelle de [58] est isolée en eau + hématies [95].

Le 21-III, une femelle de [95] est isolée en eau + hématies [154].

Le 28-II une femelle de [97] est isolée en eau + pyocyanique (en milieu synthétique) [126].

Série C. Le 17 I, une ♀ d'une culture en eau + staphylocoque est isolée en eau + staphylocoque [44].

Le 3-II, une ♀ de [44] est isolée en eau + staphylocoque [57].

Le 17 II, une ♀ de [57] est isolée en eau + coli (en milieu synthétique) [93].

Le 22-II, cette ♀ de [93] ayant libéré des Nauplius est portée en eau + pyocyanique (en milieu synthétique) [93 A].

Le 24-II. La même femelle de [93 A] ayant libéré des Nauplius est isolée en eau + pyocyanique (toujours cultivé en milieu synthétique).

Les résultats de ces trois séries d'expérience (ainsi que ceux d'autres séries que nous ne donnons pas ici) furent les suivantes :

1° Les femelles d'*Idya* montrent avant l'ovogénèse de très rares globules lipidiques sanguins colorés. La couleur est



Fig. XVII et XVIII.

Fig. XVII (à gauche). Aspect *in vivo*, à un faible grossissement, de l'appareil visuel d'*Idya furcata* à un régime alimentaire normal. La couche des cubes bleus apparaît en jaune bleuté au niveau des parties minces des cellules pigmentaires ; Fig. XVIII, à droite. Appareil visuel d'*Idya furcata* au régime sans carotène. Les cellules pigmentaires sont jaunâtres. La couche des cubes n'est pas modifiée mais apparaît en bleu, n'étant plus masquée par le pigment rouge.

orangée pâle (Les *Idya* au régime normal, avec carotinoïdes, montrent avant l'ovogénèse de nombreux globules sanguins colorés en orangé assez intense, aussi bien dans le sang que dans les cellules stomacales).

2° Les masses vitellines des Nauplius issus de femelles ayant

effectué leur croissance et leur ovogénèse dans des milieux sans carotène ne renferment que des traces de pigment.

3° L'œil Nauplien présente dans ces conditions une coloration rose à peine perceptible au lieu de la coloration rouge franc normale.

4° Les cellules pigmentaires des *Idya* ayant effectué leur croissance dans des milieux sans carotène sont pauvres en pigment. La cupule pigmentaire, normalement rouge intense, est d'un jaune ocre. La couche des cubes bleus (carotinoïde-protide) n'est pas modifiée (voir fig. XVII et XVIII).

On peut donc conclure de ces expériences que les pigments carotinoïdes d'Idya furcata sont en grande partie d'origine alimentaire, mais qu'une fraction est d'origine synthétique.

Lieu de synthèse des carotinoïdes.

Les cellules pigmentaires des ocelles sont les seules cellules contenant des carotinoïdes (mis à part bien entendu les ovocytes). Si donc nous admettons avec VERNE que le pigment est d'origine mitochondriale, nous sommes conduits à admettre que le pigment oculaire des copépodes est synthétisé par les cellules pigmentaires de l'œil (nous n'avons pas fait de préparations mitochondriales de ces cellules). Ces cellules pigmentaires seraient capables, non seulement de faire la synthèse des carotinoïdes, mais aussi de fixer les carotinoïdes du plasma (enrichissement de l'œil en carotène dans le cas d'une nourriture riche en pigment) et de céder ses carotinoïdes au plasma (coloration des globules lipidiques des femelles au régime sans carotène).

Il est probable que la synthèse de la cholestérine se fait, comme l'a supposé VERNE, aux dépens de la cholestérine. VERNE a en effet trouvé des corps voisins de la cholestérine dans les produits d'oxydation du carotène.

Rôle physiologique des carotinoïdes.

On a émis beaucoup d'hypothèses au sujet de la signification physiologique des carotinoïdes.

MEREJKOWSKI (1881), étant donné leur oxydabilité, leur attribue

un rôle respiratoire. Mais VERNE fait remarquer que la combinaison oxygénée des carotinoïdes n'est pas dissociable comme les pigments respiratoires.

Pour FUCHS (1912) les carotinoïdes des crustacés des grands fonds seraient destinées à capter l'énergie rayonnante.

TEISSIER (1925) considère le carotinoïde de l'œuf de *Clava* comme un « véritable excrétum ». Cette opinion repose sur la constatation de la présence d'un dérivé protéique d'un carotinoïde dans les œufs de *Clava*. COTTE (1925) fait justement remarquer que nous manquons de critérium pour distinguer les produits de sécrétion des produits d'excrétion et qu'un même corps peut, dans un même animal, être produit de sécrétion et d'excrétion (phosphates des os et de l'urine).

Nous renvoyons le lecteur que cette question intéresse à l'excellent livre de VERNE sur les pigments (1926).

Il est possible que, chez les copépodes comme chez les crustacés (dans les cellules rétinienues desquels nous avons montré la présence de carotinoïdes), les pigments carotinoïdes jouent un rôle dans la perception de la lumière ⁽¹⁾. Remarquons d'ailleurs que les protistologues s'accordent à attribuer un rôle analogue au stigma des Eugléniens lequel est imprégné de carotène.

L'étude du comportement des crustacés à yeux sans pigment (comme les amphipodes de ALLEN et SEXTON) donnerait à ce sujet des renseignements intéressants.

Appendice : Le pigment chez les mâles d'Idya furcata.

Nous avons eu l'occasion de faire au sujet du sort de la carotène chez les mâles l'observation suivante.

Une femelle d'*Idya* portant un sac ovigère avait été introduite dans un tube contenant des hématies de lapin. Après avoir donné une génération de Nauplius, cette femelle avait été éliminée. Les femelles provenant du développement des Nauplius furent également éliminées. En examinant les mâles res-

⁽¹⁾ *Idya furcata* manifeste un phototropisme négatif très net. Toutes les expériences que nous avons pu faire pour essayer d'établir une relation entre les longueurs d'ondes des lumières provoquant le phototropisme et celles absorbées par la carotène sont restées sans résultat.

tant dans le tube, 62 jours après l'éclosion des Nauplius, je constatai qu'ils présentaient tous de nombreux cristaux allongés, d'un bleu très pur, isolés ou groupés par faisceaux, d'aspect exactement comparable aux cristaux de cyanocristalline (dérivé protéique de la zooérythrine des décapodes) décrits par VERNE au voisinage des érythrophores. Ces cristaux étaient disséminés dans tout le corps de l'animal, paraissant surtout abondants au niveau des cellules ectodermiques dorsales et des cellules stomacales. Une seule réaction put être pratiquée : les cristaux bleus disparurent dans l'alcool absolu. Il est cependant très probable qu'il s'agissait là de cristaux de cyanocristalline.

Or le testicule des copépodes était en dégénérescence vacuolaire. On peut se demander dans ces conditions si, normalement, le testicule n'éliminerait pas les carotinoïdes sous forme de produits oxydés incolores. Le pigment bleu représenterait alors une forme d'accumulation du carotinoïde non éliminé avec les produits sexuels.

VIII

Résumé et Conclusions.

Résumé. — Nous avons étudié au cours de ce travail le pigment d'*Idya furcata*. Ce pigment est exclusivement constitué par des carotinoïdes ou des dérivés des carotinoïdes.

Ce sont ces carotinoïdes qui colorent en rouge les cellules pigmentaires des ocelles où ils existent : 1° sous forme de carotinoïde amorphe dans la partie externe des cellules ; 2° sous forme de combinaison (carotinoïde-protide) de couleur bleue dans la partie interne des cellules où ils entrent dans la constitution d'une formation particulière que j'ai appelée la couche des cubes.

Il existe dans l'œil des copépodes un appareil anhiste, passé jusqu'ici inaperçu et que j'ai proposé de nommer la « couche lamellaire ». Cette couche est formée de lamelles concentriques emboîtées les unes dans les autres et enveloppant la moitié proximale de la sphère cristallinienne. Des pigments carotinoï-

des existent dans les cellules rétinienues d'un leptostracé et de deux malacostracés (un amphipode et un décapode). C'est probablement aussi un carotinoïde qui colore en rouge le tapetum des organes lumineux de certains *Euphausiidae* (Schizopodes de grandes profondeurs). Les organes lumineux de ces *Euphausiidae* sont homologues des ocelles des copépodes, dont ils ont le type structural.

Le pigment oculaire du Nauplius provient des réserves de l'œuf. Le pigment carotinoïde se trouve dans le sang des *Idya*, dissous dans des sphérules lipidiques. Il se trouve dans les oocytes, combiné à un constituant protéidique des sphérules vitellines; ces dernières avec les sphérules lipidiques forment les réserves figurées des œufs. Ces réserves restent intracellulaires au cours de la segmentation (qui est totale et égale jusqu'au moment où le bourgeon endodermo-mésodermique emplit la cavité de segmentation. Elles sont alors expulsées des cellules, se réunissent en quelques grosses masses autour desquelles se forme l'intestin du Nauplius. Les cellules intestinales phagocytent les réserves.

Le pigment oculaire du Nauplius provient en partie du pigment des balles vitellines restées extra-intestinales.

Enfin, les *Idya*, nourries d'aliments dépourvus de carotène ont montré un œil dont les cellules pigmentaires sont jaune ocre, très pauvres en pigment. Les carotinoïdes d'*Idya furcata* sont donc en partie d'origine alimentaire, en partie d'origine synthétique. C'est la première fois que la possibilité d'une synthèse d'un carotinoïde chez un organisme animal est démontrée expérimentalement.

Conclusions.

I. Les pigments carotinoïdes, fréquents chez les vertébrés, sont très répandus dans le groupe des mammifères où on les rencontre dans le plasma, à l'état de combinaison protéique, et dissous dans des enclaves lipidiques de cellules diverses (cellules des corps jaunes, cellules interstitielles, etc.). Chez l'homme en particulier, à la suite de l'ingestion d'aliments riches en carotène, ce pigment peut apparaître dans le sang en quantités importantes, et on admet, d'une manière générale, que les carotinoïdes de l'homme et des mammifères sont d'origine alimentaire. *Nos expériences ont montré que dans certains groupes zoologiques, les carotinoïdes sont, en partie, d'origine synthétique, en partie d'origine alimentaire. Il serait intéressant de rechercher si les mammifères ne sont pas également capables de faire la synthèse de ces composés.*

II. Le pigment des articles externes des cellules à bâtonnet de la rétine des vertébrés et le pigment de la rétine des Céphalopodes est constitué par un corps de nature chimique encore inconnue, l'érythropsine ou pourpre rétinien, surtout abondant dans les bâtonnets des animaux à vision nocturne. On le considère comme un « sensibilisateur à la lumière ».

Il était intéressant de constater que chez certains invertébrés, le pigment imprégnant les cellules rétinienues est constitué par des carotinoïdes qui jouent probablement le même rôle physiologique que l'érythropsine des vertébrés.

Vu : le Doyen
H. ROGER

Vu : le Président de Thèse
A. PRENANT

Vu et permis d'imprimer
Le Recteur de l'Académie de Paris
CHARLETY

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABELOOS-PARISE (M. et R.). — Sur l'origine alimentaire du pigment carotinoïde d'*Actinia equina* L. *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCIV, 1926, p. 560.
- ABELOOS et FISCHER. — Sur l'origine et les migrations des pigments carotinoïdes chez les crustacés. *C. R. S. B.*, 3 juillet 1926, t. XCV, 1926, p. 383.
- ABELOOS (M) et FISCHER (E.). — Les pigments carotinoïdes chez les crustacés. Sur l'origine des pigments de la carapace. *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCVI, 1927, p. 374.
- ALLEN (E. J.) and SEXTON (E. W.). — The loss of the Eye pigment in *Gammarus chevreuxi*; a mendelian study. *Jl. o. Marin. Biol. Assoc.*, t. XI, 1917, pp. 273-353.
- ALLEN (E. J.) and SEXTON (E. W.). — Eye colour in *Gammarus*. *Jl. o. Genetic*, t. IX, 1920, pp. 347-366.
- ALLMAN. — On the development of *Notodelphys*, a new genus of *Entomostraca*. *Reports of the British Assoc. for the Advanc. of science*, 1847.
- AMMA (K.). — Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. *Arch. Zellforsch.* Leipzig, t. VI, 1911, pp. 497-576, 4 planches.
- ANDRÉ (W.). — A microscopic description of the eyes of the *Mononculus polyphemus* Linné. *Philosophical transactions*, t. LXXII, 1782, pp. 440-444.
- BAIRD. — *Natural history of British Entomostraca*. *Ray Society*. London, 1850.
- BEER (T.). — Über primitive Sehorgane. *Wiener klin. Wochenschr.*, 1901, pp. 255-261; 285-293; 314-324, 30 figures.
- BENNETT (R.). — The migration of the retinal pigment in Crustaceans. *Jl. Exp. Zool.* Philadelphia, t. XL, 1924, pp. 381-385, 4 figures.
- BERNHARDS (H.). — Der Bau des Komplexauges von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.). Ein Beitrag zur morphologie der Decapoden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. CXVI, 1916, pp. 649-707.
- BLAAS (E.). — Über die Rotfärbung von *Diaptomus vulgaris*. *Arbeiten aus dem Zool. Inst. d. Universität Innsbrück*, t. I, f. 1, 1923, p. 1.
- BLANCHARD (Raphael). — Sur une carotène d'origine animale constituant le pigment rouge des *Diaptomus*. *Comptes Rendus Acad. Sciences*, t. CX, 1889, p. 292, et *Bull. Soc. Zool. de France*, t. III, 1890, p. 143.
- BUSCH (W.). — Beiträgen zur Frage der Eihüllenbildung bei *Centropages hamatus* Lilly. *Zool. Anzeig.*, Leipzig, t. LI, 1920, pp. 201-205.
- CANU. — Les Copépodes marins du Boulonnais. *Travaux de la Station Zool. Wimereux*, t. VI, 1892.
- CARRIÈRE (J.). — Die Sehorgane der Thiere Vergleichend anatomisch dargestellt. München und Leipzig. *R. Oldenbrugg (Ed.)*, t. VII, 1885, p. 205, 1 planche.
- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — *Xenoceloma Brumpti* C. et M. Copépode parasite de *Polycirrus arénivorus*. *Bull. Biol.*, t. LIII, 1919, pp. 161-233.

- CHATTON (E.), LWOFF (A.) et PARAT (M.). — L'origine, la nature et l'évolution du pigment des *Spirophrya*, des *Polyspira* et des *Gymnodinioides*. Présence de carotinalbumines dans la mue des crustacés décapodes. *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCIV, 1926, p. 567.
- CHATTON (E.), PARAT (M.) et LWOFF (A.). — La formation, la nature et l'évolution des réserves chez les *Spirophrya*, les *Polyspira* et les *Gymnodinioides* (Infusoires Foettingeriidae). *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCVI, 1927, p. 6.
- CHAPPUIS (P.-A.). — Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgegend von Basel. *Arch. f. Hydrobiol.* Stuttgart, t. XIV, 1924, 88 pages.
- CHUN (C.). — Atlantis. Biologische Studien über pelagische organismen. *Bibliotheca Zoologica*, t. VII, 1894-96.
- CLAUS (C.). — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. *Arch. f. Naturgeschichte*, t. XXIV, 1858, pp. 1-77.
- CLAUS (C.). — Über das Auge des Sapphirinen und Pontellen. *Arch. f. Anat. Physiol. u. wiss. Med.*, 1859, pp. 269-274.
- CLAUS (C.). — Über einige Schizopoden und niedere Malacostraken Messina's. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. XIII, 1863, pp. 446-447.
- CLAUS (C.). — Neue Beobachtungen über Cypridinen. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. XXIII, 1 planche.
- CLAUS (C.). — Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Leipzig, Wilhelm Engelmann Edit., 1863, 230 pp., 37 planches.
- CLAUS (C.). — Neue Beiträge zur Kenntniss der Copepoden unter besonderer Berücksichtigung der Triester Fauna. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, t. III, 1884, p. 343.
- CLAUS (C.). — Untersuchungen über die organisation und Entwickelung von *Branchipus* und *Artemia*. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, t. VI, 1886, p. 1.
- CLAUS (C.). — Das medianauge der Crustaceen. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, t. IX, 1891, pp. 225-266, 4 planches.
- CLENDON (J. F. Mac). — On the development of parasitic Copepods. *Biol. Bull. of Wood's hole Marin. Labor.*, t. XII, 1906, p. 37 et 53.
- CONGDON (E. D.). — The effect of temperature on the migration of the retinal pigment in decapod crustaceus. *Jl. Exp. Zool.*, 1907, pp. 539-548.
- COTTE (J.). — Au sujet d'une aberration de couleur chez *Maia squinado*. *Trav. de la St. Zool. de Wimereux*, t. IX, 1925, pp. 36-42.
- DANA. — *Amer. Jl. of Sciences and Arts*, t. IX, 1850, p. 133.
- DAY (E. C.). — The effect of colored light on pigment migration in the eye of the Crayfish. *Bull. of Museum of Comparative Zool.*, t. LIII, 1914, pp. 305-343.
- DEMBOWSKI (J.). — Über den Bau der Augen von *Ocypoda ceratophthalma* Fabr. *Zool. Jahrb. Jena (Anatomie)*, t. XXXVI, 1913, pp. 513-525, 1 pl.
- DEMOLL (R.). — Ueber eine lichtersetzliche substanz im Facettenauge, sowie ueber eine Pigment wanderung im Apposienauge. *Arch. f. ges. Physiol.*, t. CXXIX, 1909, p. 461.
- DEMOLL (R.). — Über die Augen und die Augenstiel reflexe von *Squilla mantis*. *Zool. Jarhb. (Anatomie)*, t. XXVII, 1909, 171-212.
- DEMOLL (R.). — Die Physiologie des Facettenauges. *Ergebnisse und Fortschritte der zool.*, t. II, 1910, p. 431.
- DEMOLL (R.). — Über die Wanderung des Iripigments im Facettenauge. *Zool. Jarhb. Allg. zool. u. Physiol.*, t. XXX, 1911, p. 169.

- DOBKIEWICZ (L.). — Über die Augen der Tiefsseegalatheiden. *Zeitsch. wiss. zool.*, t. XCIX, 1912, pp. 688-716.
- DOFLEIN (F.). — Brachyura. *Wissensch. Ergeb. der Deut. Tiefsee Exp. (Valdivia)*. G. Fisher, Iena, 1904, t. VI, Fasc. 2 (Biolog. Teil.).
- DOR. — De la vision chez les Arthropodes. *Arch. des sciences physiques et naturelles*, t. II, p. 328.
- ESCHER. — Über den Farbstoff des *Corpus luteum*. *Zeit. physiol. chemie* (Hoppe-Seyler), t. LXXXIII, 1913.
- ESTERLY (C. O.). — Some observations on the nervous system of Copepoda. *University of Californ. Publ. zool.*, t. III, 1906, pp. 4-12.
- ESTERLY (C. O.). — The light recipient organs of the Copepod *Eucalanus elongatus*. *Bull. of the Museum of Comparative zool.*, t. LIII, 1908, pp. 1-55.
- EXNER (S.). — Das Netzhautbild des Insektenauges. *Stitzgsber. Kaiser. Akademie der Wissensch.* Wien, t. XCVIII, 1889, pp. 13-65.
- EXNER (S.). — Durch Licht bedingte Verschiebung des Pigmentes im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung. *Stitzgsber. Kaiser. Akademie der Wissensch. Wien.*, t. XCVIII, pp. 143-151.
- EPHRUSSI (B.). — Sur la vitellogénèse de *Clava Squamata*. *Comptes rendus de l'Ass. des Anatomistes*, 20^e réunion. Turin. Paris, 1925.
- EXNER (S.). — Die Frage von der Funktionsweise der Facettenauges. *Biol. Centralblatt*, t. I, 1881, pp. 272-281.
- EXNER (S.). — Die physiologie der facettierten augen von Krebsen und Insekten. Leipzig et Wien, 1891.
- EXNER et JANUSCHKE. — Das Verhalten des Guanin-tapetum von *Abramis brama* gegen Licht und Dunkelheit. *Feiertliche Sitzung der Kaiser Akademie der Wissenschaften*. Wien, t. CXIV, pp. 693-714.
- FASTEN (N.). — The eye of the parasitic Copepod, *Salmincola edwardsii* Olsson (*Lernæpoda edwardsii* Olsson). *Biol. Bull. Woods-hole*, t. XXXI, 1916, pp. 407-418.
- FISCHER (E.). — Sur les fonctions de l'hépatopancréas des crustacés. Les pigments d'excrétion. *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCVI, 1927, p. 850.
- FISHER et ROSE. — Carotine dans les calculs biliaires de la vache. *Zeit. f. Physiol. Chemie*, t. LXXXVIII, 1913.
- FRIDENFELT (T.). — Morphologisch Systematische Bermerkungen über *Ergasilus sieboldi* Nordm. nebst vorläufigen mitteilungen über die Lebensgeschichte des Tiere. *Acta Universitatis Lundensis (Sciences)*, t. VI, 1910, pp. 1-12.
- FUCHS (K.). — Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. *Handb. der Vergl. Physiol.*, t. III, 1913.
- FRISCH (KARL VON). — Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. *Biol. Centralblatt*, t. XXVIII, 1908, pp. 662-674 et 698-704.
- FUCHS (K.). — Die Zellfolge der Copepoden. *Zool. Anz. Leipzig*, t. XLII, 1913, pp. 625-631.
- FUCHS (K.). — Die Keimblätterentwicklung von *Cyclops viridis* Jurine. *Zool. Jahrb. (Anatomie)*, t. XXXVIII, 1914, pp. 103-136.
- GEGENBAUR. — Mitteilungen über die Organisation von *Phyllosoma* und *Sapphirina*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1858, p. 43.
- GRENACHER. — Untersuchungen über das Arthropoden Auge. *Klin. Monatsblatten für Augenheilkunde*, t. XV, 1877.
- GRENACHER. — Untersuchungen über das sehorgan der Arthropoden, insbe-

- sondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. *Göttingen, Vandenhæck u. Ruprecht*, t. III, 1879, 188 pp.
- GRENACHER. — I. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge des Heteropoden Geschildert am *Pterotrachea coronata* Forsk. *Abhand. der Naturforsch. Gesell. Zu Halle*, t. XVI, 1886, p. 209; t. XVII, 1888, p. 1.
- GROBEN. — Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goddsir. *Arb. aus. Zool. Inst. Wien.*, t. III, 1881, p. 243.
- GUNTHER. — Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*. *Zeit. für wiss. Zool.*, t. C, 1902, pp. 60-115.
- HARMS (W.). — Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden *Munidopsis polymorpha* Kœlbel, aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lanzarote. *Zool. Anz.*, t. LII, 1920, pp. 101-115.
- HARTOG (M.). — De l'œil impair des Crustacés. *C. R. Ac. Sciences*, 1882.
- HARTOG (M.). — The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. *Trans. Linn. Soc. London*, série 2, t. V. *Zoologie*, 1888, pp. 1-46.
- HACKER (N.). — Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. *Zool. Jahrb.*, t. V, 1892, pp. 211-248.
- HACKER (O.). — Die Keimbahn von *Cyclops*. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. IX, 1897, pp. 35-91.
- HESSE (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. von den Arthropoden-Augen. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. LXX, 1901, pp. 347-473; t. LXXII, 1902, pp. 556-565.
- HESSE (R.). — Anatomie der Sinnesorgane. *Handvörterbuch der Naturwissenschaften*, t. IX, 1913, pp. 31-81.
- HICKSON (S. J.). — The eye and optic tract of insects. *Quart. Jl. of micros. Science*, série 2, t. XXV, 1885, pp. 215-221.
- HEER (P. P. C.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der Freilebenden copepoden. *Niederländischer Archiv für Zool.*, t. IV, 1877.
- JACOBS. — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am copepodenei (*Cyclops viridis* Jurine) *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. CXXIV, 1925, pp. 487-541, 42 fig.
- JURINE. — Histoire des monocles qui se trouvent aux environs de Genève, 1820.
- KESTEVEN (H.). — A new endoparasitic copepod, morphology and development. *Proceedings of the Linn. Soc. of New South Wales, Sydney*, t. XXXVII, 1913, pp. 673-688, 3 pl.
- KESTEVEN (H.). — The origin of yolk in the ova of an endoparasitic copepod. *Proc. of the Linn. Soc. of New South Wales*, t. XLIII, 1918, pp. 136-141.
- KOLLMANN (M.). — Fonction glandulaire dans l'œil impair des phyllopoies. *C. R. Soc. de Biol.*, t. XCI, 1924, pp. 153-155.
- KOLLMANN (M.). — Remarques sur l'œil médian et l'organe frontal des phyllopoies branchiopoies. *Bull. de la Soc. Zool. de Fr.*, t. XLIX, 1924, pp. 381-389.
- KUNSTLER (J.) et GINESTE (Ch.). — Recherches anatomiques et histologiques sur l'œil des crustacés inférieurs. *Procès-verbaux de la Soc. Lin. de Bordeaux*, 1901.
- LEDER (H.). — Über die Augen der Pontelliden und die Frontalorgane der Copepoden. *Zool. Anz.*, t. XLIV, 1914, pp. 105-122.

- LEUCKART (R.). — Über die Gesichtswerkzeuge der Copepoden. *Arch. f. Naturgeschichte*, t. XXV, 1859, pp. 247-262.
- LUBBOCK. — On two new species of Calanidæ. Observations on the spermatie tubes of *Pontella*, *Diaptomus*, etc. *Ann. of nat. hist.*, 2^e série, t. XII, 1853, p. 115.
- LWOFF (A.). — Un carotinoïde pigment oculaire de copépodes. Son origine et son évolution pendant l'ontogénèse. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCHI, 1925, p. 1602.
- MARK (E. L.). — Simple eyes in Arthropods. *Bull. of the Mus. of Comp. Zool.*, t. XIII, 1887, pp. 49-105.
- MATSCHECK. — Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. *Arch. f. Zellf.*, t. V, 1910, pp. 36-120.
- MENACHO (M.). — Das auge der Tiphlocirolana aus der Höhle « dels Hams » auf der Insel Mallorca. *Arch. f. vergl. Ophthalmol.* Leipzig, t. III, 1912, pp. 1-10.
- MEREJKOWSKI. — Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. *C. R. Ac. Sc.*, t. XCHI, 1881.
- MOROFF (Th.). — Oogenetische Studien. *Arch. f. Zellf.*, t. II, 1909, pp. 432-493.
- MOROFF (Th.). — Über die Entwicklung des Facettenauges der Crustaceen. *Biol. Centralbl.*, t. XXXI, 1911, pp. 144-150.
- MOROFF (Th.). — Cyclo-histogenetische Studien. I. Entwicklung des Facettenauges bei Crustaceen. II. Entwicklung des Muskelgewebes bei Crustaceen. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, t. XXXIV, 1912, pp. 473-620.
- MOROFF (Th.). — Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Medianauges bei Crustaceen. *Zool. Anz.*, t. XL, 1912, pp. 11-25.
- MURPHY (H. E.). — The life cycle of *Oithona nana* reared experimentally. *Univ. of Calif. Publ. in Zool.*, t. XXII, pp. 449-454.
- NEUBIGIN. — Pigments of the decapod crustaceæ. *Jl. of Physiol.*, t. XXI, 1897.
- NOWIKOFF (M.). — Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. LXXIX, 1905, pp. 432-464.
- NOWIKOFF (M.). — Einige Bemerkungen über medianauge und die Frontalorgane von *Artemia Salina*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. LXXXI, 1906, pp. 691-698.
- NOWIKOFF (M.). — Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. XCI, 1908, pp. 81-92.
- PALMER (L. S.). — Carotinoids and related pigments. *Chemical catalog Cie.* New-York, 1922.
- PALMER (L. S.) and ECKLES (H. L.). — Carotin the principal natural Yellow pigment. *Jl. of Biol. Chemistry*, 1914.
- PARKER (G. H.). — The compound eyes in crustaceans. *Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Harvard. Coll.*, t. XXI, 1891, pp. 45-140.
- PARKER (G. H.). — The retina and optic ganglia in décapods, especially in *Asacus*. *Public. della Staz. Zool. di Napoli*, t. XII, 1895, pp. 1-73.
- PEDASCHENKO. — On the development of the nervous system, the genital cells and dorsal organs of *Lernæa branchialis*. *Jl. of the Roy. Micr. Soc.*, 1898, p. 76.
- PÜTTER (A.). — Die Ernährung der Copepoden. *Arch. f. Hydrobiol. Stuttgart*, t. XV, 1925, pp. 70-117.
- RATH (O. vom). — Zur Kenntniss der Hautsinnesorgane und des sensibeln

- Nerven system der Arthropoden. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. LXI, 1896, pp. 61-499.
- RICHARD (J.). — Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des copépodes libres d'eau douce, suivies d'une révision des espèces de ce groupe qui vivent en France. *Ann. d. Sc. Nat. Série 7. Zoologie*, t. XII, 1894, pp. 143-270.
- ROSE (M.). — Sur les réactions d'un copépode marin, *Idya furcata* Baird. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. XLVII, 1923, pp. 367-370.
- RUSSEL (F. S.). — A new species of *Caligus* from Egypt. *Annals of Nat. History*. London, t. XV, 1925, p. 644.
- SARS. — The voyage of H. M. S. Challenger. *Schizopodes*, t. III, 1885.
- SCHIMKEWITSCH. — Sur les premiers stades du développement des copépodes parasites. *Congr. Zool.* Leyden, 1896, p. 503 et *Zool. Anz.*, 1899, p. 144.
- SCHMEIL (O.). — Deutschlands freilebende Süßwasser Copepoden (1) Cyclopidæ. *Bibliotheca Zoologica*, t. IV, 1892, 191 pages, 8 pl.
- SEXTON (E. W.) and WING (M. B.). — Experiments on the mendelian inheritance of Eye-colour in the Amphipod *Gammarus chevreuxi*. *Jl. of the Mar. Biol. Ass.*, t. IX, 1916, p. 48.
- STEFANOWSKA (M.). — La disposition histologique du pigment dans les yeux des arthropodes. *Recueil Zool. Suisse*, 1890, pp. 151-200.
- SCZAWINSKA (W.). — Contribution à l'étude des yeux de quelques crustacés et recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des crustacés et des arachnides. *Arch. de Biol.*, t. X, 1890, pp. 523-566.
- TATTERSALL (W. M.). — Schizopodous crustacea from the North East Atlantic Slope. *Dublin Fisheries Ireland Investigations*, 1910.
- TEISSIER (G.). — Changements de coloration des embryons de *Clava squamata* au cours de l'ontogénèse. Interprétation chimique et physiologique. *Trav. de la Stat. Zool. de Wimereux*, t. IX, 1925, pp. 233-238.
- TOUMANOFF (K.). — Sur la nature des pigments des gonades de quelques holothuries. *Publ. della Stazione Zoologica di Napoli*, t. VII, 1926, p. 479.
- TROJAN (E.). — Das Auge von *Palæmon Squilla*. *Wien. Denkschr. Akad. Wiss. Math u. Naturw. Kl.*, t. LXXXVIII, 1913, pp. 291-344.
- URBANOWICZ (F.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden. *Zool. Anz.*, t. VII, 1885, pp. 615-619.
- VEGEZZI. — Recherches sur quelques pigments des invertébrés. *Thèse Doctorat ès Sciences*. Fribourg, 1916.
- VERNE (J.). — Sur l'oxydation du carotène des crustacés. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIII, 1920.
- VERNE (J.). — Les pigments tégumentaires des crustacés décapodes. *Thèse Doct. Sc. Nat.*, 1921, Paris et *Arch. de Morph. Exp. et gén.*, 1923.
- VERNE (J.). — Les pigments rouges et la formation d'hémoglobine chez les Daphnies. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 1923.
- VERNE (J.). — Les pigments dans l'organisme animal. Paris, 1926.
- WENKE (W.). — Die Augen von *Apus productus*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. XCI, 1908, pp. 236-265.
- WILSON (C. B.). — North american parasitic copepods belonging to the family Ergasilidæ. *Wash. Smith. Inst. Proc. U. S. Nation Mus.*, t. XXXIX, 1914, pp. 263-400.
- WOODLAND (W. N. F.). — On the maxillary gland and some other features

in the internal anatomy of Squilla. *Quart. Jl. of Micro Sc.*, t. LIX, pp. 401-430

ZIEGELMAYER (W.). — Metamorphose und wachstum der Cyclopidae. *Zeit. f. wiss. Zool.*, t. CXXVI, 1925, pp. 493-570.

ZOGRAF (N. von). — Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgane einiger Branchiopoden. Berlin, 1904.

ZOFF. — Carotinartigen Farbstoffen bei Niederen Tiere. *Beiträge zur Physiologie und Morphologie der niederen Tiere*, 1893, p. 26.

